© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Morphologie: HAECKELS Gastraea-Theorie und ihre Folgen

L. SALVINI-PLAWEN

Abstract

Morphology: HAECKELS "Gastraea Theory" and its Corollaries.

In his "Generelle Morphologie" (1866), E. HAECKEL presented a new understanding of morphology with the inclusion of ontogenetic and phylogenetic conditions in the comparative structural understanding. Following DARWIN's views, he particularly also stressed the meaning of recapitulation and formulated the "Biogenetic law". In connection with his investigations on calcareous sponges (1872), HAECKEL subsequently created his "Gastraea theory" (1872-1877) postulating that all Metazoa should ontogenetically pass a gastrula stage by invagination and that such a "gastraea" with its archenteron should have represented the organization of the common forerunner. A critical analysis reveals, however, that precisely the Porifera – though being diploblastic – neither differentiate a (homologous) gastrula nor possess an archenteron (gut and mouth opening). In addition, the Cnidaria predominately do not form their gastral cavity by invagination. Considering also the limited possibility to differentiate a gastric cavity, the gastraea stage loses its postulated overall phylogenetic significance.

Despite such limitations, the Gastraea theory became the basis for two major phylogenetic concepts to monophyletically derive the Triploblastica ("Bilateria"): the "Enterocoel theory" (or "Gastraea coelom theory") and its variants, as well as the "Trochaea theory". Both hypotheses, however, suffer from contradictory constructions as well as functional inapplicabilities and are thus morphologically incompatible. Alternative concepts, among them the outlined "Planuloid theory", derive the Triploblastica without relying on the gastraea stage. Rather, they regard the development of the gastrula by invagination to be a mere polyphyletic, biomechanically advantageous confluence of two initially separate processes, i. e. becoming diploblastic and differentiating a gastric cavity.

Based on all these aspects (condition in Porifera, limitation of morphogenetic design, gastrula-derived hypotheses and alternative concepts), great significance no longer needs to be attributed to HAECKEL'S "Gastraea theory". The merit of HAECKEL'S work after 1866 thus predominantly lies in pioneering a comprehensive view that included structural biology and (ontogenetic as well as phylogenetic) development as a basis for research on evolutionary relationships.

Schlüsselwörter

Gastraea-Theorie, Phylogenie, Morphologie, Keimblätter, Porifera, Mesoblast, Enterocoel-Theorie

Stapfia 56, zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums, Neue Folge Nr. 131 (1998), 147-168

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1 Einleitung

Schauen wir in einem Nachschlagewerk nach, so finden wir die Person Ernst H. HAECKEL (1834-1919) in vier Zusammenhängen hervorgehoben: DARWIN/Deszendenz-Theorie, Biogenetisches Grundgesetz, Gastraea-Theorie, Monismus. Im Rahmen der Evolutionslehre nach Charles DARWIN gehört E. HAECKELS Rekapitulationslehre („Biogenetische Regel") zum zoologischen Allgemeingut (vgl. OSCHE 1982). Nach wie vor erweist sich aber auch die Gastraea-Theorie (1872-1877) von (kontroversieller) Bedeutung; beruhen doch manche, teils sehr populäre moderne Vorstellungen zur stammesgeschichtlichen Entwicklung (Phylogenie) der Tiere direkt auf HAECKELS Hypothese. Die Gastraea-Theorie ist jedoch nur im Rahmen von HAECKELS „Genereller Morphologie" (1866) verständlich. Diese stellt nicht eigentlich ein rein morphologisches, sondern ein allgemein-biologisches Konzept dar (samt persönlichem Glaubensbekenntnis) und wurde nach dem Tod seiner Frau († 16. Februar 1864) in einer depressiv-resignierenden Phase als eine Art Vermächtnis geschrieben (vgl. HEMLEBEN 1964; ULRICH 1967, 1968): In intensivem Ablenkungseifer entstand anstelle eines geplanten Lehrbuches der (allgemeinen) Zoologie in nur 11 Monaten die „Generelle Morphologie". Es wurde HAECKELS Schlüsselwerk, welches gleichsam als weitläufiges „Programm-Verzeichnis" Erkenntnisse, Vorstellungen und Thesen vorlegt; danach sind kaum mehr größere Ideen eingebracht worden, sondern großteils nur Ausführungen zum „Programm" (vgl. ULRICH 1967, 1968). Hierin macht die „Gastraea-Theorie" insoferne eine Ausnahme, als sie zwar aus dem Programm-Punkt „Rekapitulation" hervorgegangen ist, aber anhand der Keimblätter-Homologie bei Wirbeltieren und Wirbellosen (KOWALEVSKY 1871) eine neue Synthese darstellt. Auf diesen Aspekt soll hier in diesem Beitrag näher eingegangen werden.

2 Generelle Morphologie der Organismen

Im Rahmen der Ideengeschichte der Naturwissenschaft durchzieht der Gegensatz von statischem Sein einerseits und Entwicklung andererseits von Beginn der Überlieferung an (Vorsokratiker) wie ein roter Faden die Biologie (vgl. JAHN et al. 1982, JAHN 1990). Doch nach dem Einbruch durch das „Asebie-Gesetz" von 432 v. Chr. (vgl. MÜHLESTEIN 1957: 59-84; CAPELLE 1968: 250-251, 324), dessen letztes Opfer SOKRATES wurde († 399 v. Chr.), erfolgte mit der essentialistischen Lehre der unveränderlichen Wesenheiten durch den opportunistischen SOKRATES-Schüler PLATON („Ideenlehre", ab 361 v. Chr.) die Kehrtwendung und mit dem von der christlichen Kirche übernommenen statischen Welt- und Naturbild des PLATON-Schülers ARISTOTELES († 322 v. Chr.) eine langreichende Stagnation (vgl. MAYR 1984: 32, 74, 240-246). Erst Mitte des 18. Jhd. nahm der seit der Renaissance aufkeimende Entwicklungsgedanke konkrete, integrative Formen an und fand in der „Histoire naturelle" (1749-1789) von Georges-Louis Leclerc Comte de BUFFON († 1788), dem „Vater des Evolutionismus", seinen ersten bedeutenden Niederschlag. Der Durchbruch gelang mit der erstmals konsequent dargelegten stammesgeschichtlichen Abfolge der Organismen in der „Philosophie zoologique" (1809) von Jean-Baptiste de Monet Chevalier de LAMARCK († 1829), dem Begründer der Abstammungslehre. Durch LAMARCKS eigene vergleichende Untersuchungen und jener von Etienne Geoffroy de SAINT-HILAIRE († 1844) wie von Georg KÜFER alias Georges CUVIER († 1832) erfolgte hierbei eine enorme Bereicherung des anatomischen Wissens, – so verschieden die theoretischen Ansätze des Synthetikers G. ST.-HILAIRE und des Analytikers CUVIER auch waren (vgl. den „Akademie-Streit": GOETHE 1830, 1832). Parallel dazu erfolgten durch Lorenz OKENFUß alias OKEN (1806/1843), Christian Heinrich PANDER (1817) und besonders Karl Ernst v. BAER (1828/1837) erkenntnisreiche embryologische Studien. Sie führten BAER auch zur Verallgemeinerung einer Ableitung der verschiedenen Organsysteme der Wirbeltiere von bestimmten Keim-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schichten (Keimblätter-Theorie), deren Bezeichnung als Ektoderm, Entoderm und Mesoderm durch G. J. ALLMANN (1853) allgemein geworden ist. Die vergleichende Physiologie der Organsysteme, welche Johannes MÜLLER anhand der Verhältnisse beim Menschen darlegte (1837-1840), kennzeichnet den Wandel von der deskriptiven zur experimentell-gestützten Physiologie. Parallel dazu führte J. MÜLLER vergleichend-embryologische Studien an Reptilien und Fischen durch (1835-1840), wodurch er und seine Schüler, darunter E. HAECKEL, sich in der Folge verstärkt dem Studium von Meerestieren widmeten. Mit der genauen Erfassung von Homologie gegenüber der Analogie durch Richard OWEN (1847-1848) war auch eine formale Auftrennung der Ähnlichkeiten möglich, welche sogar Spezial-Homologien (heute: Synapomorphien) vom allgemeinen Homologien (heute: Symplesiomorphien) unterschied. Wiederum von verschiedenen Ansätzen ausgehend, hatten dann Alfred Russel WALLACE (1858) und Charles DARWIN (1859) die gleichen Schlußfolgerungen über die Entstehung der Arten durch natürliche Selektion vorgelegt. In seiner umfangreichen, schon 1842-1844 konzipierten Darlegung („On the origin of species by means of natural selection") führt DARWIN bereits die Homologien auf die Abstammung von gemeinsamen Vorfahren zurück, wogegen die analogen Ausbildungen als Anpassung an gleichartige Lebensbedingungen interpretiert wurden. Diese Deszendenz-bezogene Anschauung fand nun auch in den vergleichend-anatomischen Arbeiten von Carl GEGENBAUR (1864-1872) und von Thomas Henry HUXLEY (1871, 1877), dem bedeutenden Streiter für DARWIN, ihren Niederschlag.

All diese und weitere, besonders nach DARWIN einsetzenden Studien (vgl. JAHN et al. 1982, JAHN 1990) bildeten den Boden für die Darlegungen des noch jungen Ernst H. HAECKEL in der „Generellen Morphologie der Organismen" (1866), daß Homologie, wie von DARWIN vorgezeichnet, auf gleiche paläontologische Herkunft durch Verwandtschaft zurückzuführen sei. Im ersten Band dieser „Generellen Morphologie" bringt nun HAECKEL vor allem ein groß angelegtes Konzept einer stammesgeschichtlichen Interpretation der strukturellen Biologie und definiert sie als Morphologie neu (Bd. 1: 8-62). Dieser Entwurf einer Neuordnung begreift die Morphologie als Subsummierung von Vergleichender Anatomie und „Morphogenie" (Entwicklungsgeschichte); letztere umfaßt sowohl die gesamte individuelle Entwicklung (im Gegensatz zur Wirbeltier-bezogenen Embryologie) als neu definierte „Ontogenie" vom Ei bis zur Geschlechtsreife (besser: bis zum Tod) wie auch die stammesgeschichtliche Entwicklung unter dem neuen Begriff „Phylogenie" (Abb. 1). Unter Ausklammerung der (Bio-) Chemie steht die funktionsorientierte Physiologie etwas unglücklich der strukturbezogenen Morphologie gegenüber, – obwohl die Physiologie gleichsam als „causale Morphologie" ein Teilbereich der Morphologie darstellt (SEIDEL 1971; der Unterschied ist somit eher nur methodisch und in Zielsetzungen zu sehen, d. h im Begriffspaar Anatomie - Physiologie; vgl. WEBER 1955). Unter den neu definierten Begriffen findet sich aber auch die „Oecologie" als Teilgebiet der Biologie, welches die „Beziehungen des Organismus zur Aussenwelt" betrifft (Bd. 1: 237, Bd. 2: 286 f.). Die Ausführungen im 1. Band über die Allgemeine Anatomie besprechen dann die Individualität und die Allgemeine Formenlehre.

Der zweite Band der „Generellen Morphologie" umfaßt die „Allgemeine Entwicklungsgeschichte" und bringt die theoretischen Grundlagen für eine „Generelle Ontogenie" unter Hervorhebung der engen Beziehung zur Phylogenie. Hier geht HAECKEL auch ausführlich auf die Bedeutung von Vererbung und von Anpassung ein und grenzt dementsprechend den „Darwinismus" vom „Lamarckis-

MORPHOLOGIE DER ORGANISMEN
(im engeren Sinne, nach Ausschluss der statischen Chemie).

Anatomie oder Morphologie im engsten Sinne. (Gesammtwissenschaft von der vollendeten Form der Organismen.		Morphogenie oder Entwickelungsgeschichte. (Gesammtwissenschaft von der werdenden Form der Organismen.	
Tectologie (oder Structurlehre).	Promorphologie (oder Grundformenlehre).	Ontogenie (oder Embryologie).	Phylogenie (oder Palaeontologie)
Wissenschaft von der Zusammmensetzung der Organismen aus organischen Individuen verschiedener Ordnung.	Wissenschaft von den äusseren Formen der organischen Individuen und deren stereometrischen Grundformen.	Entwickelungsgeschichte der organischen Individuen (Onta).	Entwickelungsgeschichte der organischen Stämme (Phyla).

Abb. 1:
E. HAECKELS Neuordnung der „Morphologie" (1866, Bd. 1: 30).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

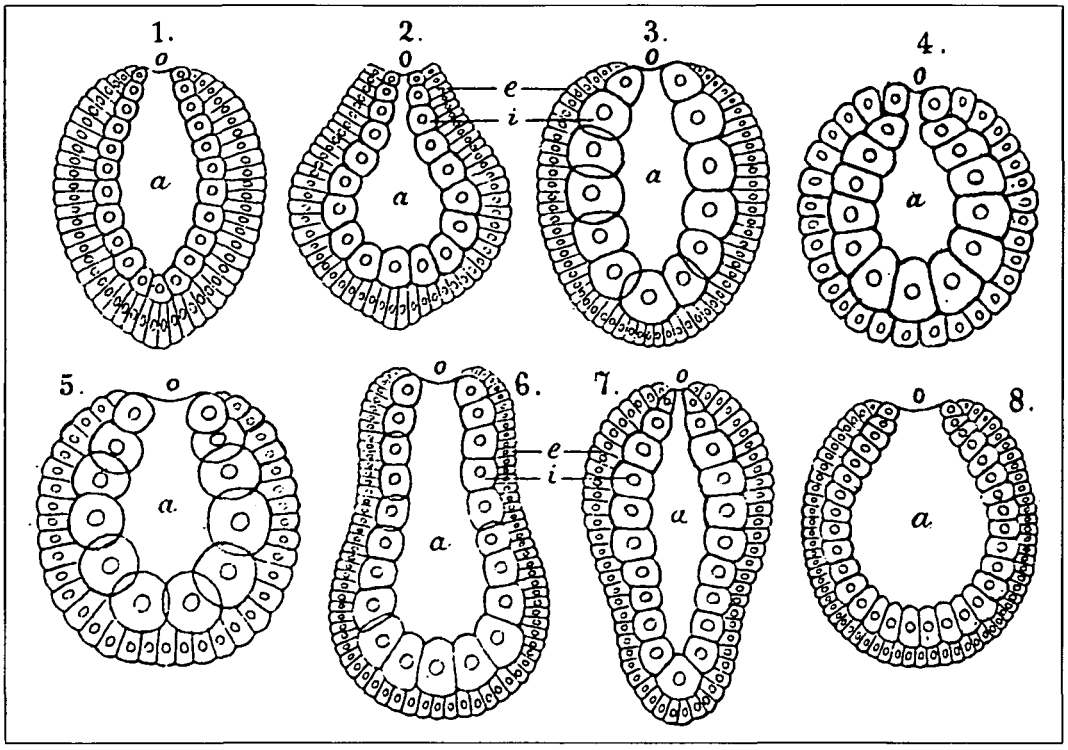


Abb. 2:
„Schematische Illustration der Gastraea-Theorie" anhand „schematischer Längsschnitte der Gastrula von acht verschiedenen Thierformen" aus HAECKEL (1874, Tafel I). (1) = Olynthus eines Kalkschwammes. (2) = Gastrula einer Actinie (Hexacorallia). (3) = Gastrula eines Turbellars. (4) = Gastrula einer Ascidie (Tunicata). (5) = Gastrula von *Lymnaea* (Gastropoda). (6) = Gastrula eines Asteroideen (Echinodermata). (7) = Gastrula einer Nauplius-Entwicklung (Crustacea). (8) = Gastrula von *Amphioxus* (*Branchiostoma*; Chordata). a = Urdarm, e = Dermalblatt (Ectoderm), i = Gastralblatt (Entoderm), o = Urmund.

mus" ab: Durch den Selektionsvorgang, d. h. die ursächliche „Wechselwirkung zwischen Vererbung und Anpassung", unterscheidet sich DARWINS Theorie deutlich vom Lamarckismus, welcher keine Erklärung solcher „mechanischen Ursachen" bringt (Bd. 2: 166-168). Der Unterschied wurde also nicht hinsichtlich der Entwicklungsfaktoren durchgeführt; dies erfolgte erst später, und dieser spätere Lamarckismus müßte zudem richtig als „Geoffroy de St.-Hilairismus" bezeichnet werden, denn E. Geoffory de SAINT-HILAIRE vertrat die Vererbung erworbener Merkmale, wogegen LAMARCK den „inneren Trieb zur Vervollkommnung" als Begründung anführte und DARWIN dann die natürliche Selektion dafür verantwortlich machte.

Zudem finden sich die Folgen der Stammesgeschichte für die individuelle Entwicklung in knappen Thesen ausgedrückt (Bd. 2: 300), darunter die Thesen (41.-42.): „Die Ontogenie ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenesis, bedingt durch die physiologischen Functionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung): Das organische Individuum wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben". Diese Verallgemeinerung der Rekapitulationstheorie, wie sie anhand von Untersuchungen zur Krebs-Entwicklung von Fritz MÜLLER (1864: „Für DARWIN") gefolgert wurde, wurde von HAECKEL später (1872: 471) als „Biogenetisches Grundgesetz" bezeichnet: Entsprechend den Feststellungen von F. MÜLLER wird das Rekapitulations-Postulat dann (HAECKEL 1875: 402-411) präzisierend auf die „Palingenese" eingeschränkt und klammert davon die phylogenetisch neueren Veränderungen als „Cenogenesen" (Kaenogenesen) aus. Nach A. N. SEWERTZOFF (1931: 266, 285) unterliegen – genauer – nur die additiv-evolutiven Veränderungen („Anabolie") der Rekapitulation nach dem Biogenetischen Grundgesetz, bei zwei nächstverwandten Gruppen daher nur die Gemeinsamkeiten bis zum Gabelpunkt der Divergenz (terminale oder definitive Deviation: RENSCH 1972: 163 f.).

3
Die Gastraea-Theorie

A. O. KOWALEVSKY veröffentlichte 1867 eine Studie über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus* (*Branchiostoma*, Lanzettfisch), worin er die Furchung, die Bildung des zweischichtigen Keimes und der frühen Larve darlegte. Diese Vorgänge ließen ihn folgern, daß Ähnlichkeiten mit einer Medusenentwicklung bestünden. Die Studien von Carl GEGENBAUR (1870) führten wiederum dazu, daß homologe Organe aus gleichen embryonalen Anlagen entstanden seien. Wenig später (1871) folgten durch KOWALEVSKY embryologische Untersuchungen an Würmern und Arthropoden, worin die Ähnlichkeiten in der Frühentwicklung von Wirbeltieren und Wir-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bellosen erneut festgestellt wurden; besonders wurde hierunter bei Oligochaeten die Vergleichbarkeit mit der Bildung der (nach BAER und ALLMANN) drei Wirbeltier-Keimblätter samt den daraus entstehenden Organsystemen betont.

Diesen Studien zufolge (bes. von KOWALEVSKY) und anhand der Untersuchungen an Kalkschwämmen (1872) formulierte dann E. HAECKEL im Kapitel über die Keimblätter-Theorie seine „Gastraea-Theorie": Bei den „Repräsentanten der verschiedensten Thierstämme besitzt die Gastrula ganz denselben Bau" (1872: 466). „Aus dieser Identität der Gastrula bei Repräsentanten der verschiedensten Thierstämme, von den Spongien bis zu den Vertebraten, schliesse ich nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekannten Stammform, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war: Gastraea" (1872: 467). Zuvor hatte er hierzu anhand der Ontogenie der Kalkschwämme (1872: 329-340) sowohl die „Morula" (1872: 332) und „Gastrula" (1872: 333) wie auch die „Gastraea" (1872: 345) definiert, allerdings ohne das Festsetzen und die Metamorphose beobachtet zu haben. Später (1874-1877) führte er die Gastraea-Theorie weiter aus, wobei er sie (1874: 11) nochmals präzisierte: „die Metazoen bilden stets zwei primäre Keimblätter, besitzen stets einen wahren Darm und entwickeln stets differenzierte Gewebe; diese Gewebe stammen immer nur von den beiden primären Keimblättern ab, welche sich von der Gastraea auf sämtliche Metazoen, von der einfachen Spongie bis zum Menschen hinauf vererbt haben". HAECKEL nahm damit an, daß alle Metazoa eine zweischichtige (Invaginations-) Gastrula aus Ektoderm und Entoderm aufweisen und die „Gastraea" daher die Organisation der Stammform aller Tiere darstellt (1874: 18; vgl. Abb. 2). Diesen diploblastischen Status haben die Porifera (Schwämme) beibehalten, wogegen alle weiteren Metazoen ein oder zwei sekundäre Keimblätter, das ursprünglich geteilte mittlere Keimblatt oder Mesoderm, aufweisen. Danach besitzen die „Acephalen" (Cnidaria, Ctenophora) als „Triblasteria" bereits ein sekundäres Keimblatt, das Ecto-Mesoderm (1874: 25, 31-32; 1877b: 67-68 jedoch in Frage gestellt), die „Tetrablasteria" (Bilateria) hingegen mit Körperwandmuskulatur und Darm-Muskularis zwei sekundäre Keimblätter. Unter diesen haben wiederum nur die Plathelminthen kein Coelom (1872: 465, 468) und somit als Acoelomaten den ursprünglichen Zustand beibehalten, wogegen die Coelomata (einschließlich Nemathelminthes) mit dem Coelom ein weiteres, fünftes Keimblatt aufweisen würden („Pentablasteria").

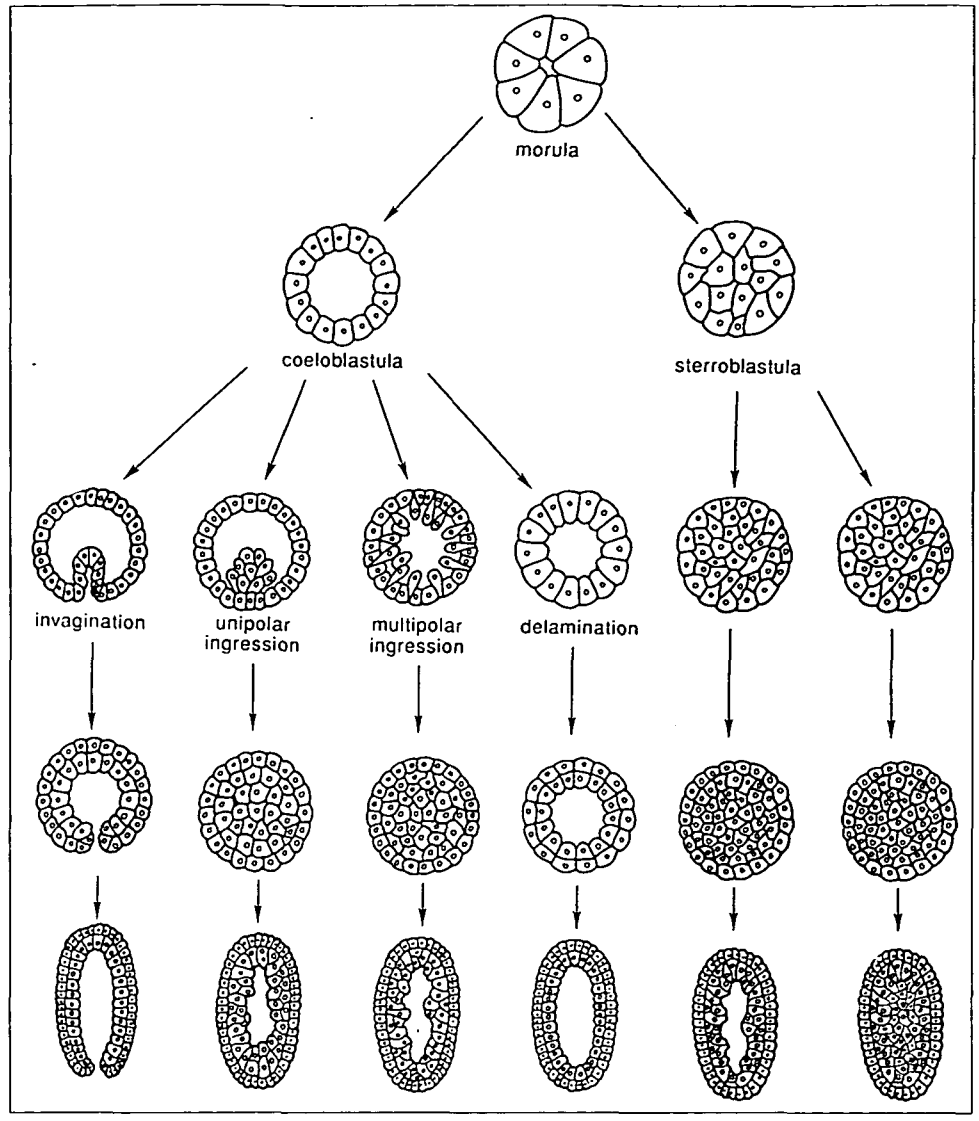
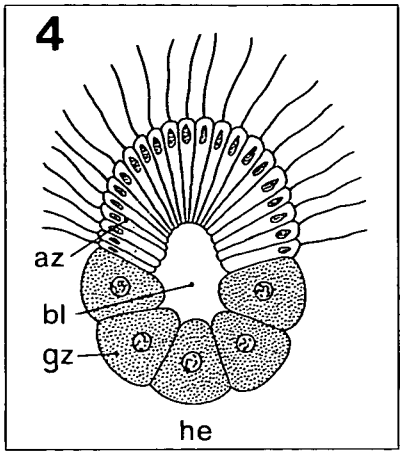
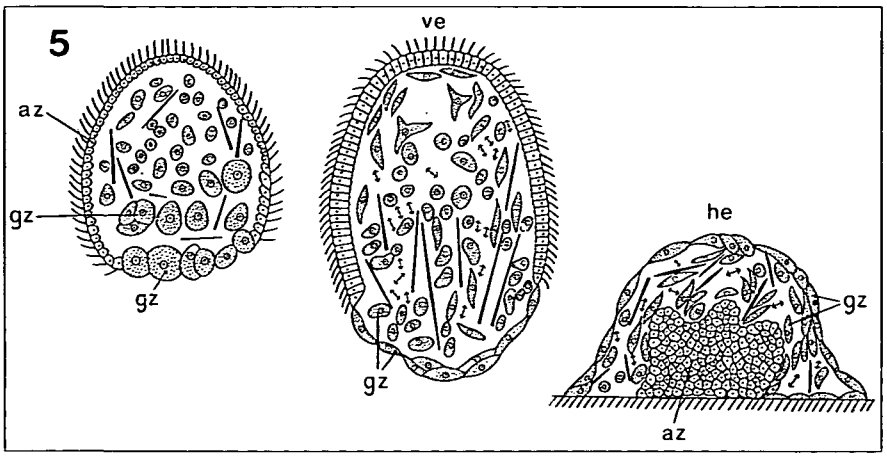


Abb. 3: Varianten der Entoblastem-Bildung zur Planula-Organisation der Cnidaria (nach TARDENT 1978 und NIELSEN 1995).

Abgesehen davon, daß HAECKEL (1874: 30-31) die Einteilung der Tiere von E. Ray LANKESTER (1873, 1877) anhand der Bildungs-Blasteme in „Homoblastica" (Proto-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at





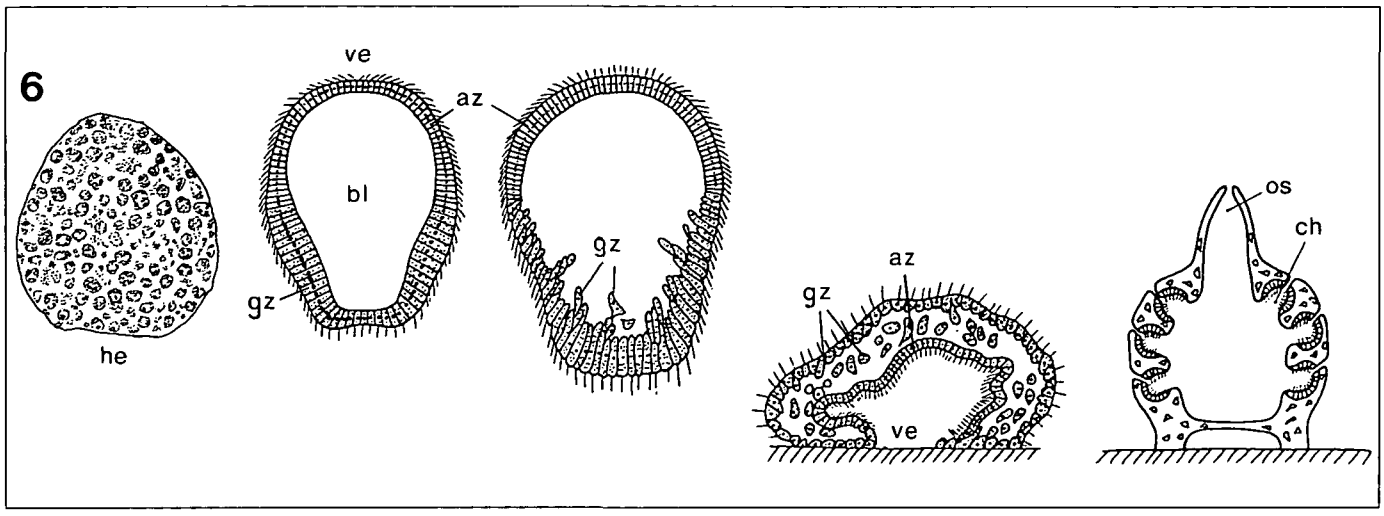


Abb. 4-6:
Entwicklung bei Porifera. 4: Typische Amphiblastula-Larve bei Kalkschwämmen (nach METSCHNIKOFF 1879 und TUZET 1973b). 5: *Myxilla rosacea* (Demospongia-Ceractinomorpha; nach MAAS aus SIEWING 1985): A frühe Parenchymula-Larve; B späte Parenchymula-Larve; C Umschichtung der Blasteme nach dem apikalen Festsetzen. 6: *Oscarella lobularis* (Demospongia-Homoscleromorpha; nach MAAS 1898; MEEWIS 1938; SIEWING 1985): A Morula; B frühe Amphiblastula; C späte Amphiblastula mit Immigration von adapikalen Körnerzellen und D Einwärtsverlagerung des Geißelzellen-Blastems nach dem apikalen Festsetzen; E Rhagon-Stadium (schematisch). az = apikale Geißelzellen, bl = Blastocoel, ch = Geißelkammer, gz = adapikale Granulazellen, he = Hinterende, os = Osculum, ve = Vorderende.

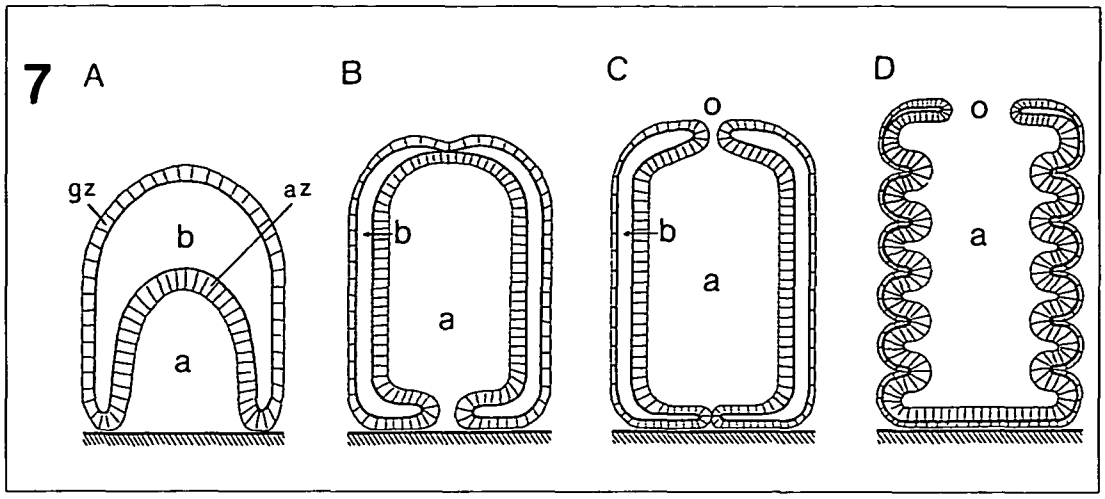
zoa), „Diploblastica" (Spongia, Cnidaria, Ctenophora) und „Triploblastica" (Bilateria) verwarf, regte sich bald in verschiedener Hinsicht Kritik an der Gastraea-Theorie.

Es mutet wie Ironie an, daß ausgerechnet die Porifera (Schwämme), aus derem Studium heraus HAECKEL (1872) seine Gastraea-Theorie aufstellte, dem Modell nicht entsprechen. Sowohl LANKESTER (1873, 1877) wie E. METSCHNIKOFF (1874, 1879, 1886) weisen anhand ihrer Untersuchungen an Spongiaria wie Cnidaria darauf hin, daß die der Gastraea-Theorie zugrundeliegende Invaginationsgastrula gerade für diese basalen Metazoen nicht charakteristisch ist (vgl. Abb. 3, 5): Es erfolgt Immigration oder Delamination, und eine Einstülpung liegt bei Porifera nur vom Vorderpol-Material vor; die Invagination von Entoblastem gegenüber Immigration und/oder Delamination dürfte evolutiv ein erst späterer, polyphyletischer (Kompensierungs-) Vorgang darstellen. Dies führte bei LANKESTER (1873, 1877) zur Formulierung seiner „Planula-Theorie" (Zweischichtigkeit durch Delamination, Mundöffnung/Blastoporus erst später) und bei METSCHNIKOFF (vgl. 1886: 147-159) zu einer Gegenhypothese als „Parenchymella- oder Phagocytella-Theorie" (Arbeitsteilung durch Immigration von Phagocytoblasten mit späterer Bildung von Blastoporus und Darmlumen).

3.1 Entwicklung der Porifera (Schwämme)

Die Entwicklung der Schwämme zeigt zunächst, daß zweierlei Larven-Typen vorkommen (Abb. 4-6): Einerseits entsteht bei Calcarea und Demospongia-Homoscleromorpha (*Oscarella*, *Octavella*, ohne Skelett; *Plakina*) wie *Cliona* (Demospongia-Hadromerida) aus der Blastula eine Amphiblastula-Larve, deren Zellbestand in eine in Schwimmrichtung vordere (apikale) Gruppe von hohen und schmalen, monociliären (begeißelten) Zellen sowie in eine hintere (adapikale) Gruppe von großen, granulierten, rundlichen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at



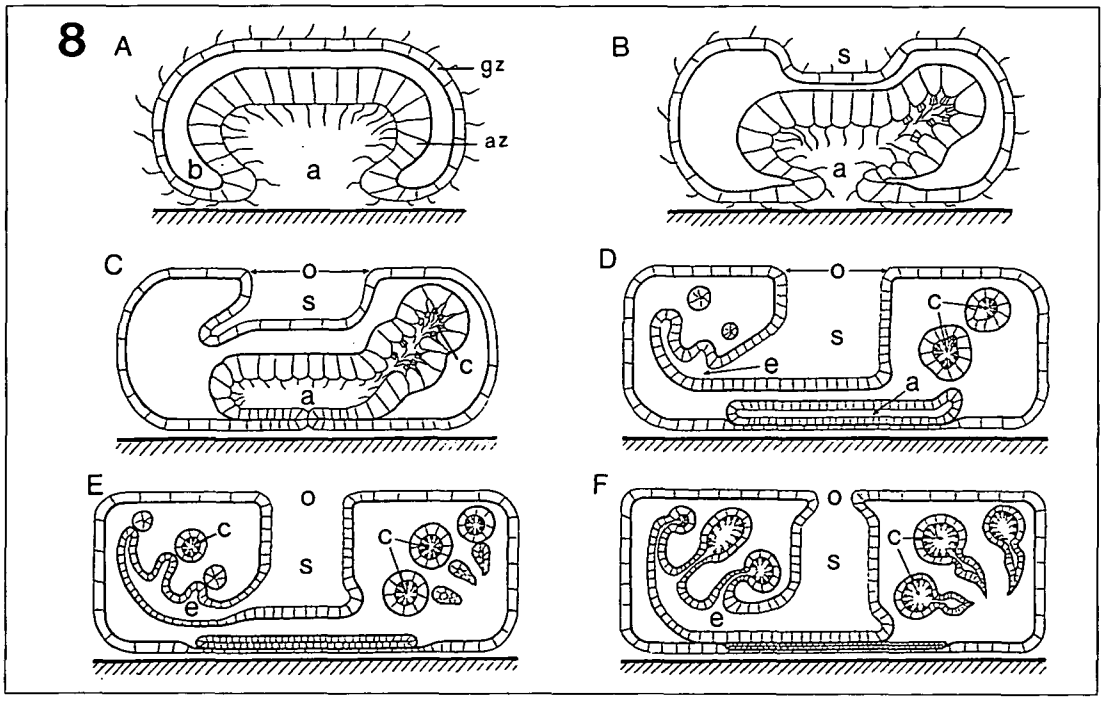


Abb. 7-8: Metamorphose der Porifera nach der Interpretation von LEMCHE & TENDAL (1977). 7: Metamorphose bei Calcarea (Kalkschwämmen): A Beginn der Metamorphose nach apikalem Festsetzen der Larve; B Erlangen der Zweischichtigkeit mit körperfüllendem Binnenraum = Acrocoel; C Verschluß des Binnenraumes/Acrocoels mit Durchbruch des Osculum; D Olynthus-Stadium mit beginnender Bildung der Radialtuben. 8: Metamorphose bei *Oscarella lobularis* (Demospongia-Homoscleromorpha): A Zweischichtigkeit mit Binnenraum = Acrocoel nach dem Festsetzen der Larve; B-C Ausbildung von Geißelkammern und Osculum-Einstülpung; D-E Bildung des Sammelraumes (Spongocoel) und der Ausführkanäle, Rückbildung des zentralen Acrocoels; F Acrocoel nur mehr durch Geißelkammern vorhanden, Verbindung der Geißelkammern mit den Ausführkanälen. a = Acrocoel, az = apikale Geißelzellen der Larve, b = Blastocoel, c = Geißelkammer, e = Ausführkanal, gz = adapikale Granulazellen der Larve, o = Osculum, s = Spongocoel (Ausführ-Sammelraum).

und meist nur spärlich begeißelten Zellen differenziert ist; diese beiden hintereinander axial angeordneten (und vielfach durch vier „Kreuzzellen" getrennten) Zellgruppen in der Larve repräsentieren daher zwei Bildungs-Materialien (= „Amphi-Blastem") in der einschichtigen Larve. Andererseits bildet sich bei Demospongia und *Clathrina* (Calcarea-Homocoela, mit Askon-Typus) aus der begeißelten Blastula durch Immigration von (unbegeißelten) Zellen vorwiegend vom in Schwimmrichtung hinteren (adapikalen) Bereich eine zweischichtige Parenchymula-Larve; diese gleicht daher weitgehend einer soliden Cnidaria-Planula (vgl. Abb. 3). Trotz dieser unterschiedlichen Zellschicht-Anordnung in Amphiblastula- und Parenchymula-Larven erfolgt die Metamorphose einheitlich-gleichartig (vgl. Abb. 7 A-B, 8 A-B; 9 A-B): Die Geißelzellen des Vorderendes werden noch im späten Schwimmstadium (METSCHNIKOFF 1874) oder nach dem Festsetzen mit diesem vorderen Schwimmpol in die Tiefe verlagert (DELAGE 1892; MAAS 1898; MEEWIS 1938), und es erfolgt eine Umorientierung bzw. Umschichtung der Zellgruppen. Die adapikalen granulierten Zellen bleiben bzw. die bisher inneren Zellen gelangen an die Oberfläche und bauen das Dermatosom (Pinakocyten, Sklerocyten, etc.) auf, wogegen die apikalen bzw. äußeren Geißel-Zellen in das Innere des Organismus verlagert werden. Hinsichtlich des weiteren Schicksals dieser ehemals apikalen/äußeren Geißelzellen liegen verschiedene Befunde vor

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

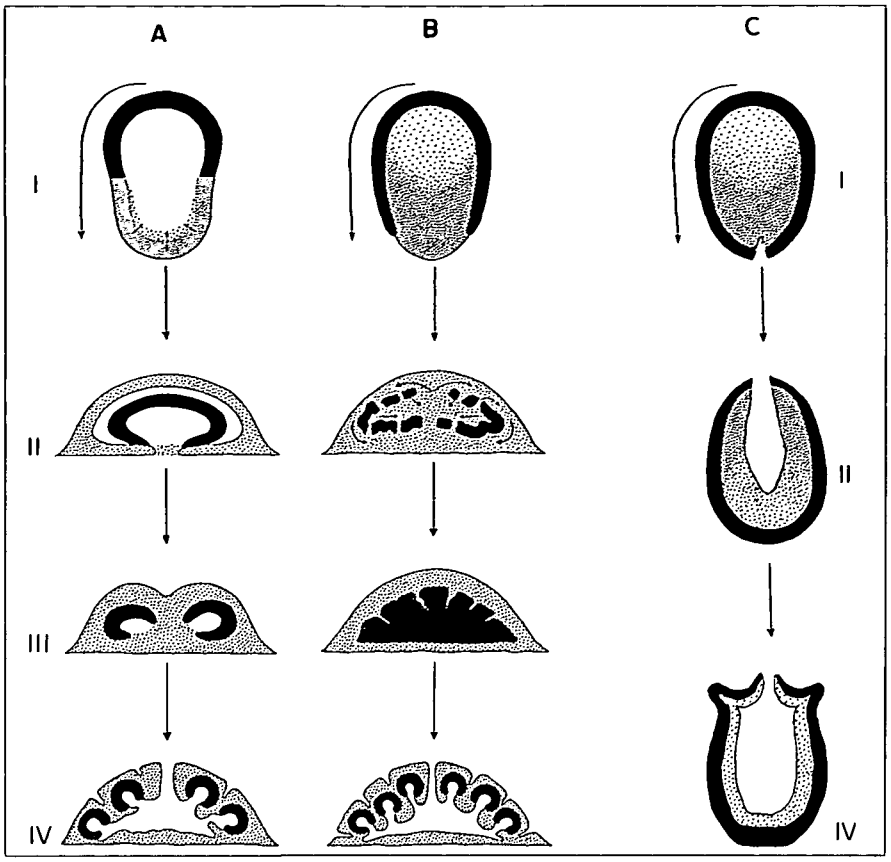


Abb. 9:
Schemata zur Verteilung der Blasteme (Körperschichten) in der Metamorphose von Porifera-Demospongia (A & B, aus BRIEN 1973) und Cnidaria (C): I Larven (IA = Amphiblastula, IB = Parenchymula, IC = Planula); II Festsetzen mit dem Vorderpol der Larve; III Umbildung des einwärts verlagerten Blastems; IV Ausbildung des Jungtieres (A & B Rhagon-Stadium, C Polyp): das Dermatosom der Porifera (punktiert) entspricht dem Entoderm der Cnidaria.

(vgl. FELL 1974: 118-124): a) ein Teil wandelt sich nach Rückbildung der Geißel direkt in Choanocyten mit neuer Geißel um, wogegen der Rest degeneriert und/oder phagocytiert wird (Abb. 6; vgl. DUBOSCQ & TUZET 1937; BOROJEVIC & LEVI 1965; BRIEN 1973: 327, 333-334, 344-349, 360-361); b) sie werden abgeworfen oder vollkommen durch Archaeocyten phagocytiert, sodaß die Choanocyten offenbar neu gebildet werden (BERGQUIST & GREEN 1977; MISEVIC et al. 1990). Beide Prozesse lassen sich hierbei durch Abbreviationsvorgänge sehr gut mit den Darlegungen von LEMCHE & TENDAL (1977) in Einklang bringen (Abb. 8 E, F).

Bezüglich dieser Entwicklungs-Verhältnisse sind vergleichend daher mehrere Punkte festzuhalten: 1. Die Schwammlarven bilden zwei Blasteme aus, welche entweder axial (Amphiblastula) oder durch Immigration ineinander (Parenchymula) angeordnet sind; letzteres entspricht vollkommen der Cnidaria-Entwicklung zur soliden Planula (vgl. BRIEN 1972: 721, 724; TARDENT 1978). 2. Die durch die Schwimmrichtung gegebene Polarisierung der Schwammlarven mit Festsetzen am Vorderende (apikalen Pol) ist in voller Übereinstimmung mit den Planula-Larven der Cnidaria (Abb. 9). 3. Das in der Schwammlarve hintere (adapikale) bzw. innere Zellmaterial differenziert im Adultus das Dermatosom (MAAS 1898; MEEWIS 1938); zumindest diesbezüglich findet also eine Umschichtung der Blasteme statt (bes. deutlich in der Parenchymula-Metamorphose). 4. Das Dermatosom ist eine bei Schwämmen pluripotente Zellschicht, welche nicht nur die Deckzellen (Pinakocyten), sondern auch das gesamte Mesohyl mit Endoskelett (Sklerocyten), Amoebocyten und Archaeocyten, sowie die Geschlechtszellen differenziert. Ganz entsprechend liegt bei Cnidaria bzw. Histozoa allgemein das vegetative bzw. innere Material als potentere Keimschicht vor: Entomesoblast. 5. Im Hinblick auf eine Homologisierbarkeit dieser Verhältnisse, ist hinsichtlich der Rekapitulation (vgl. oben, Biogenetische Regel) höchstens der bei Porifera und Cnidaria (symplesiomorph) übereinstimmende Ontogenese-Abschnitt bis zum apikalen Festsetzen d.h. bis zur Metamorphose gleichzusetzen (das „Interphaen" der Schwämme stimmt mit dem „Interphaen" der Cnidaria überein; vgl. OSCHE 1982: 23); ab diesem Gabelpunkt (Divergenz) liegt dann terminale oder definitive Deviation vor (DARWINS „Gesetz der embryonalen Ähnlichkeit"; vgl. RENSCH 1972: 263-266). Das heißt, das adulte Dermatosom der Porifera ist nicht mit dem Ektoderm, sondern höchstens mit dem vegetativen Entoblastem der Histozoa homolog (Abb. 9) und das Choanosom kann bestenfalls mit dem Ektoblastem homolog (oder gar nur homoiolog) sein. 6. Schließlich zeigt sich damit, daß die Schwämme kein den Cnidaria/Histozoa homologes Archenteron (Urdarm) besitzen (vgl. LEMCHE & TENDAL 1977; SALVINI-PLAWEN & SPLECHTNA 1979). Die Invaginationsvorgänge der apikalen Geißelzellen bei einigen Amphiblastulae (Sycon, Oscarella, Plakina; Abb. 6D) stellen keine „Gastrulation" dar, sondern höchstens eine – durch die Sessilität begünstigte – Einwärtsverlagerung des animalen, Bewegung verursachenden Zellbereichs in das schützende Körperinnere (unter Beibehaltung der Außenfunktion). Nach LEMCHE & TENDAL (1977) wird die Bildung dieses Acrocoels beim Leukontypus (ab Rhagon-Stadium) durch die sekundäre Differenzierung

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

eines Spongocoels als Invagination von (larval-vegetativem) Dermatosom ergänzt (Abb. 8), was dem Kanalsystem mit inneren Pinakocyten entspricht (und es ist daher irreführend, wenn jede Einwärtsverlagerung/ Invagination als „Gastrulation" bezeichnet wird).

Im Anschluß an die Metamorphose-Vorgänge bei den Porifera wird also auch der bisher wenig beachtete Unterschied (z. B. FIORYONI 1979) zwischen der Ausprägung von Diploblastie (primäre „Keim-Blätter") einerseits und der Gastrulation als Differenzierung eines Darmraumes andererseits deutlich (vgl. LEVI 1963: 377-378; SALVINI-PLAWEN & SPLECHTNA 1979): Die Porifera (und die Placozoa) sind Diploblastica ohne Darm und nur die *Coelenterata* (Cnidaria, Ctenophora) (Ein *Taxon* kennzeichnet eine paraphyletische [=Stadien-] Gruppe) sind Diploblastica mit Archenteron und Blastoporus; d. h. allein die Histozoa sind auch „Gastrozoa" (Darmtiere). Erst unter dem Einfluß der Gastraea-Theorie wird nicht mehr die frühe Entwicklung verglichen (HAECKEL 1872: 377, 345; DELAGE 1892; MAAS 1898; IVANOV 1971), sondern es wird – damit die Theorie stimmt – der Bau der adulten Schwämme zum Homologie-Vergleich mit den Cnidaria/Histozoa herangezogen (Abb. 2 [1]) = Olynthus-Stadium in HAECKEL 1874, 1875: 455-456; BRIEN 1972: 726; TUZET 1973a: 22; 1973b; FIORONI 1979); die Orientierung/Polarisierung der Larven wird hierbei stillschweigend (HAECKEL 1875: 455-456, 499-500) oder trotz einiger Zweifel (BRIEN 1972: 726-727) unter konstruierten Argumenten umgedreht; das findet dann auch in Hand- und Lehrbüchern Eingang (z. B. REMANE 1967: 595; KILIAN 1980: 265). Selbst bei derartiger Umorientierung der Schwammlarve entsteht aber keine Gastrula (und damit „Gastraea"), denn der angenommene Blastoporus (Einsenkung der Geißelzellen) differenziert sich ja nicht zum Darmraum einer „Magenlarve" mit identischer Mundöffnung weiter, wie HAECKEL (1872: 333-334) eine Gastrula definiert.

3.2 Keimblätter

Der Begriff „Keimblätter" beinhaltet eine primäre Ausprägung der Keimschichten in epithelialer Form, wie sie auch durch die Bezeichnungen Ekto-, Ento- und Mesoderm (gr. **derma** = Haut) unterstrichen wird. Gegenüber diesen von den Wirbeltieren übertragenen Begriffen sind die Bildungsschichten jedoch korrekt als „Blastem" (= Bildungs-Material, Gewebe-Vorstufe) zu bezeichnen (SEIDEL 1971); so verwendet sie LANKESTER (1873, 1877) und so sind sie auch von HERTWIG & HERTWIG (1882) genau festgelegt worden (das Mesoblastem bildet Mesenchym und/oder Epithel = Mesoderm). Erst in jüngerer Zeit wird diese Begiffsgenauigkeit vereinzelt wieder aufgegriffen und hervorgehoben (z. B. KAESTNER 1965: 217); hierbei stellt die Ausgangszelle den „Blast", das mehrzellige Folgematerial das „Blastem" dar (SEIDEL 1971: 318).

HAECKEL (1874) hat in seiner Gastraea-Theorie letztlich fünf „Keimblätter" unterschieden und hat hierbei (aus heutiger Sicht) Richtiges mit Falschem vermengt: Die beiden durch Gastrulation gebildeten primären Keimblätter, das Dermalblatt oder Ektoderm und das Gastralblatt oder Entoderm, sind im Rahmen der Histozoa unproblematisch; sie definieren die echten Darmtiere („Gastrozoa"; entgegen HAECKEL 1874: 29 jedoch ohne Schwämme). Die Schwierigkeiten treten hingegen mit dem mittleren Keimblatt, dem „Mesoderm" (= Mesoblastem) auf. HAECKEL unterscheidet zwar das Hautmuskel-Blatt der Cnidaria (ektodermale Epithelmuskelfasern) vom Darmmuskel-Blatt (Darm-Muscularis der Bilateria), homologisiert aber (1874: 31-32) das Hautmuskel-Blatt der Cnidaria mit der Körperwandmusulatur der Bilateria (was er dann 1877b: 67-68 aber in Frage stellt). Das Coelom mit beidseitig abgespaltener Wand (Coelothel) scheint dann als zusätzliches, fünftes Keimblatt auf.

Diese Verhältnisse konnten natürlich erst anhand von Zellgenealogien und in jüngerer Zeit zusätzlich mit Hilfe der Elektronenmikroskopie geklärt werden. Die Cnidaria und Ctenophora sind nur zweischichtig und ihre auswandernden Zellen werden als Ectomesenchym ohne direkten Keimblatt-Status angesehen. Demgegenüber weisen aber (zumindest) die Spiralia zweierlei Mesoblastem-Material auf (SALVINI-PLAWEN & SPLECHTNA 1979): Einerseits das aus den Furchungszellen des 2. und 3. Mikromerenquartettes (2a-2d und 3a-3d) hervorgehende Material, welches

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

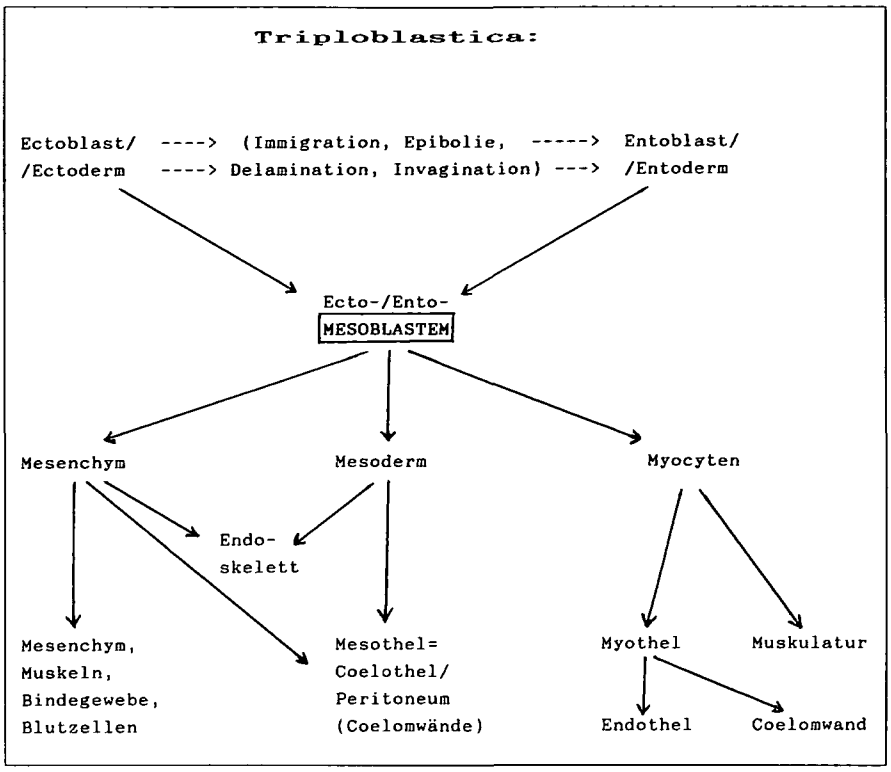


Abb. 10:
Herkunft und Ausprägung des Mesoblastems der Triploblastica (vgl. auch Text).

u. a. auch zu ektodermalem Mesoblastem (Ekto-Mesoblastem) wird und daraus zumeist (Ekto-) Mesenchym, Larvalmuskulatur und Vorderdarm-Muskulatur bildet, aber auch (Ecto-) Mesothelocoel differenzieren kann (z. B. die „Apikalblase" bei Polychaeten; ANDERSON 1973: 44-45). Andererseits das zumeist aus der Furchungszelle 4d (bei *Turbellaria* teilweise 4d²) gebildete entodermale Mesoblastem (4d daher als „Ento-Mesoblast"), welches Ento-Mesoblastem ebenfalls Mesenchym, Bindegewebe und über Myocyten den Großteil der Muskulatur differenziert; bei Mollusca bildet es zusätzlich das Gono-Pericard (bei Nemertini das Rhynchocoel?), bei Gruppen mit Sekundärer Leibeshöhle (Coelomata) anstelle der Muscularis das Myoepithel des Coeloms am Darm sowie die Ringmuskulatur und das Längs-Myoepithel des Coeloms an der Körperwand oder die Körperwand-Muskulatur und Coelothel (BARTOLOMAEUS 1994; SALVINI-PLAWEN & BARTOLOMAEUS 1995). Die Muskulatur der oligomeren Epineuralia (Phoronida, Chaetognatha, *Hemichordata*, Echinodermata) stellt allein ento-mesodermales Myoepithel des Coeloms dar (vgl. BARTOLOMAEUS 1993; HEINZELLER & WELSCH 1994; BENITO & PARDOS 1997; SHINN 1997).

Die generelle Übernahme jener „Derma"-Begriffe für die Keimschichten, besonders das „Mesoderm" anstelle von Mesoblastem für die Mittelschicht, hatte weitreichende Folgeerscheinungen: Weder wurde (und wird) das Zellmaterial nach der Herkunft unterschieden (Ecto-Mesoblastem, Ento-Mesoblastem), noch erfolgte eine Unterscheidung des Zellmaterials nach ihrer Ausprägung als Mesenchym, Muskulatur oder Mesothel (Myoepithel, Mesoderm, „Coelothel/Endothel" von Mesothelocoel; vgl. Abb. 10). Ganz allgemein, wie auch im speziellen, ergab sich die Vorstellung einer grundsätzlich epithelialen Bildung und damit auch eine unkritische Homologisierung des sog. Mesoderms schlechthin. Daraus folgte wiederum die Annahme, daß alle Triploblastica die dritte Keimschicht ursprünglich nicht als Mesoblastem, sondern als epitheliales „Mesoderm" differenziert hätten (vgl. Gastraea-Coelomtheorie).

4
Die Gastraea-Coelomtheorie (Enterocoel-Theorie)

In der „Geschichte der Tiere" gibt REMANE (1967: 594) folgende Darstellung: „Die Umbildung der einschichtigen Hohlkugel (Blastea) in die zweischichtige Gastraea läßt HAECKEL durch eine fortschreitende Einstülpung der Hinterwand der Blastea vor sich gehen (Abb. 11). Die Einstülpung entstand an der Schwimmrichtung entgegengesetzten Seite, dem sog. vegetativen Pol". ... „Die Metazoa enthalten vier Hauptstämme, die Schwämme (Porifera), die Nesseltiere (Cnidaria), die Rippenquallen (Ctenophora) und die Coelomata (Bilateria). ... Wir haben nun die Aufgabe, den Bauplan dieser vier Hauptstämme auf die Gastraea zurückzuführen".

Diese Ausführung, welche suggestiv wie ein Tatsachenbericht gegebenen ist, nimmt also postulierte Vorstellungen vollkommen einseitig und unkritisch als Grundlage. Die schwerwiegenden Einwände bezüglich der Schwämme sind oben schon dargelegt worden; die Verhältnisse widersprechen vollkommen der Ableitung von einer Gastraea. Für die Bilateria mit differenziertem Mesoblastem

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

als dritte Keimschicht ist eine Beurteilung noch komplexer und es sind im Laufe der vergangenen 150 Jahre verschiedene Hypothesen und Ableitungen vorgetragen worden. Sie münden, grob gesehen, in zwei divergierende Vorstellungen zur Phylogenie der Triploblastica (vgl. REMANE 1963: 83):

1. Die Mesenchymaten-Theorie mit Immigration von Mesoblastem und schizocoelen Coelom-Bildungen (samt daraus differenzierter Enterocoelie) als hydrostatische Organe; 2. die Coelomaten-Theorie mit für alle Bilateria basaler Enterocoel-Bildung (samt deren sekundärer Reduktion). Diesem letzteren Einheits-Postulat mit dem irreführenden Mesoderm-Begriff (vgl. oben) „verdanken" die Bilateria auch die unterschwellige oder dezitierte Gleichsetzung mit den „Coelomata" schlechthin, wie sie seit HAECKEL (1896: 8; aber ohne Plathelminthes, vgl. 1872: 465, 467) auch in Hand- und Lehrbüchern von GROBBEN (CLAUS & GROBBEN 1905 f.), REMANE (1950, 1967), REMANE et al. (1971 f.), REMANE et al. (1975 f.), SIEWING (1985) oder STORCH & WELSCH (1991 f.) als Tatsache hingestellt werden. Die Hypothese von einem einheitlichen, einmal enstandenen Coelom wurzelt in der sogenannten Enterocoel-Theorie, welche die Mesoblastem-Bildung in Form von Coelomtaschen durch Abschnürung von Gastraltaschen als ursprünglich annimmt und über Cnidaria von der Gastraea ausgeht; sie wurde daher von GUTMANN (1966) als „Gastraea-Coelomtheorie" charakterisiert, von SALVINI-PLAWEN (1978: 55-56) als „Gastraea-Enterocoel-Theorie" bezeichnet. All die in jüngerer Zeit unter den Bezeichnungen „Cyclomerie-Theorie" (REMANE 1950, 1963, 1967; MARCUS 1958), „Bilaterogastrea-Theorie" (JÄGERSTEN 1955, 1959), „Spiralia-Theorie" (AX 1961) und Benthogastraea-Archicoelomaten-Theorie (SIEWING 1967, 1976, 1980, 1981, 1985) in der Literatur vertretenen Hypothesen sind Varianten jener „Enterocoel-Theorie" (vgl. HARTMAN 1963; CLARK 1964: 7-22; ULRICH 1972; WILLMER 1990: 165-168).

Sie wurde erstmals 1848 von R. LEUCKART angedeutet, und durch nachfolgende Untersuchungen an Entwicklungsstadien bei Echinodermen, Enteropneusten und Chaetognathen

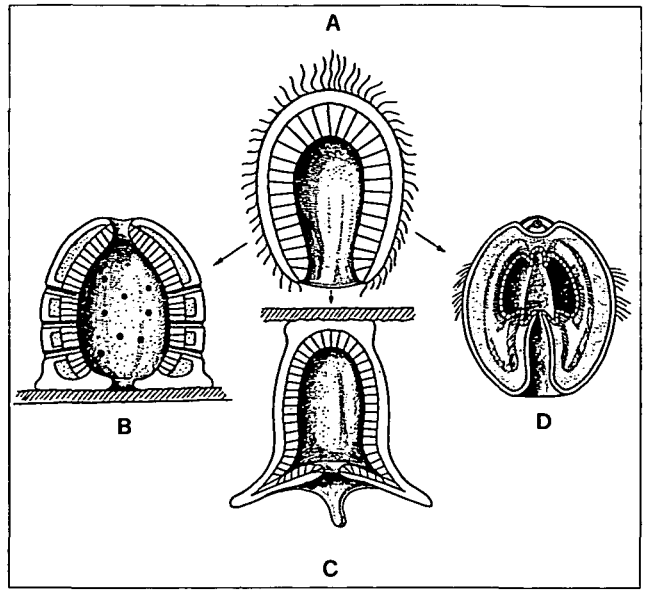


Abb. 11: Ableitung der (adulten) Porifera B, der Cnidaria C, und der Collaria = Ctenophora D aus der zweischichtigen „Gastraea" A (nach REMANE 1967).

unterstützt. LANKESTER (1877: 417-418) betrachtete daher die mesodermale Leibeshöhle bereits als einheitliche = homologe Bildung (Enterocoelie und davon durch verzögerte Coelombildung abgeleitet die Schizocoelie), ohne sich jedoch zunächst über den Ursprung zu äußern. Hierbei ist auf die Verwechselbarkeit von Schizocoelie (Coelombildung durch Spaltung von Mesoblastem-Streifen) und Schizocoel (Leibeshöhle aus Spalträumen: HERTWIG & HERTWIG 1882: 13 im Anschluß an HUXLEY) hinzuweisen, welch letzteres dem Pseudocoel entspricht (Schizocoelia = Pseudocoelia; HERTWIG & HERTWIG 1882; SALVINI-PLAWEN & BARTOLOMAEUS 1995). Später (1900) vertrat LANKESTER dann eine Gono-Enterocoelie von Cnidaria-Gastraltaschen. Im Anschluß an LANKESTER (1977) wurde die Enterocoel-Ableitung schließlich von SEDGWICK (1884) als konkrete „Corallula"-Hypothese formuliert (Anthozoa-Gastraltaschen als Vorläufer der Coelomräume) – ohne ihr jedoch dogmatischen Wert beizumessen (1884: 45). In der Variante von MASTERMAN (1897, 1898) wiederum wurde das Coelom von vier Gastraltaschen bei Medusen abgeleitet und die „Sphenula-Theorie" von HEIDER (1914) wie die „Metagastrea-Theorie" von NAEF (1931) nehmen nur ein Gastraltaschen-Paar im Ursprung an (vgl. REMANE 1963). Erst mit dem Beitrag von REMANE (1950) setzte die Wiederbelebung der Enterocoel-Theorie mit ihren neueren, genannten Varianten wieder ein, welche sich allein hinsichtlich Vier- oder Sechszahl

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

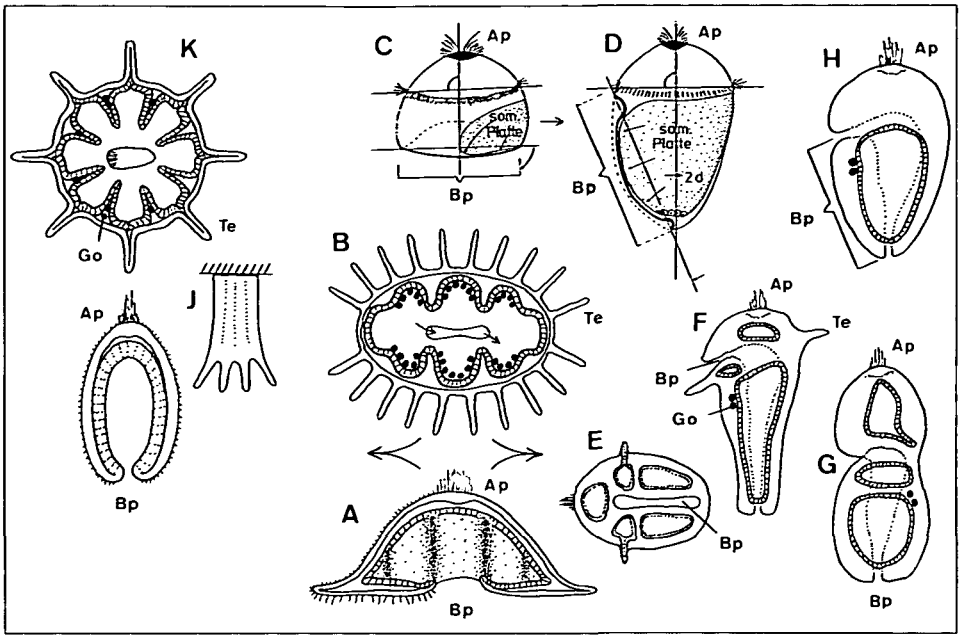


Abb. 12:
Phylogenetische Vorstellungen der Enterocoel-Theorie A-E (Archicoelomaten-Theorie nach SIEWING 1976, 1981) im Verhältnis zur Organisation der eingebundenen Tiergruppen (vgl. auch Text): Verlagerung der Primärachse (Apikalorgan - Blastoporus) der diploblastischen Cnidaria (J-K) und Benthogastraea (A) gegen die sagittal-bilaterale Sekundärachse (Blastoporus-Ebene, Tentakel-Ebene) in A-C durch die Ausdehnung der somatischen Platte C-D, was zur hypothetischen Archicoelomaten-Organisation E der Triploblastica führen soll. Hierbei müßten jedoch die praeoralen Tentakel in A-B auch in E-F praeoral (und nicht postoral) zu liegen kommen. Zudem besteht in oligomeren = „archicoelomaten" Gruppen (F & G) keine somatische Platte; die Gruppen mit somatischer Platte wiederum bilden vom Darm nur ein einziges Paar Mesothelocoel aus, die Sek. Leibeshöhle (D & H).

A = hypothetische Bentho-Gastraea von lateral (links monociliär bewimpert); B = hypothetische Bentho-Gastraea, Projektion von der Blastoporus-Ebene; C-D = Schemata zur Achsenverschiebung durch die somatische Platte; E = hypothetische Basisorganisation der „Archicoelomata"; F = Actinotrocha-Larve (Phoronida); G = Tornaria-Larve (Enteropneusta); H = Trochophora-Larve (Echiurida, Polychaeta); J = Planula (Gastrula) und Polyp von Cnidaria-Anthozoa; K = Anthozoa-Octocorallia, Projektion von der Blastoporus-Ebene (vgl. B).
Ap Apikalorgan, Bp Blastoporus, Go Keimzellen, Te Tentakel.

der ursprünglichen Taschen und nach pelagischer oder benthischer Ausgangsorganisation untereinander unterscheiden.

REMANE ging es hierbei im Rahmen eines einmal entstandenen Coeloms hauptsächlich um eine Einordnung der Metamerie: Anhand der Theorie von IWANOFF (1928) bezüglich primärer und sekundärer Larvalsegmente wird für die Spiralia mit durchgehendem Darm eine Deutometamerie (nur das hinterste Archimetameren-/Darmtaschen-/Coelompaar ist segmentiert) bzw. Eine Tritometamerie (Deutometamerie + anschließende Sprossungs-Segmentierung) postuliert. Nun können aber einerseits die Befunde von IWANOFF (1928) diesbezüglich nicht bestätigt werden (ANDERSON 1973: 37-39; AKESSON 1963; DOHLE 1979), und andererseits bringt das allgemeinere Konzept der Enterocoel-Theorie schwerwiegende Unzulänglichkeiten und Widersprüche mit sich. Der phylogenetische Erklärungswert zur Enterocoel-Theorie wird durch diese Einwände daher gleichsam annuliert und die Theorie wird somit zu einem rein spekulativen Postulat.

4.1 Achsen-Verhältnisse

Eines der Hauptprobleme der Enterocoeltheorie betrifft die Achsenverhältnisse (Abb. 12). Die Primärachse in den Cnidaria bzw. der Gastraea verläuft durch die apikalen/animalen und adapikalen/vegetativen Pole, also durch Apikalplatte und Blastoporus (Abb. 12 A, K) bzw. in der Körperlängsachse bei Polypen (Abb. 12 J); die Tentakel setzen in der senkrechten Ebene an: Blastoporus-Ebene. Die Gastraltaschen werden hierbei entlang der Primärachse in Einzahl gebildet, in der Tentakel-Ebene jedoch in Vierzahl (Scyphozoa; Medusen), Achtzahl (Octocorallia und Edwardsia-Stadium der Hexacorallia) oder paarig mehr. Nach dem postulierten Übergang zur Enterocoelie erfolgte zunächst eine lateralsymmetrische Streckung der sekundären Blastoporus-Ebene (Abb. 12 B) und danach die Abschnürung der nach apikal reichenden Taschen (Abb. 12 A). Mit medianem Verschluß des Blastoporus unter Belassen der vorderen (= Mund-) und der hinteren (= Anal-) Öffnung lägen dann drei Paar Säcke entlang des Einwegdarmes vor, – allerdings entlang der Sekundär-Achse (Blastoporus, Tentakel), wogegen sie bei Oligomera (= „Archicoelomata") entlang der Primärachse von apikal nach adapikal angeordnet sind. Eine Veränderung dieser sich widersprechenden Achsenverhältnisse gelingt daher nur, wenn der Bereich zwischen Blastoporus und den als homolog erachteten Cnidaria-/Oligomera-Tentakeln (SIEWING 1976, 1981), also der hintere Mundscheiben-Bereich, durch starkes Wachstum aus der Achse (nach ventral) verschoben wird. Diese erforderliche Verschiebung wird nun durch die Ausdehnung der sog. somatischen Platte zu erklären versucht (Abb. 12 C, D; SIEWING 1976, 1981). Sie bildet als Derivat der Furchungszelle 2d die laterale Körperwand neben dem Blastoporusbereich zwischen Mundöffnung und Körperende (einschließlich Anus) und bewirkt dann tatsächlich eine Verschiebung des Blastoporus (Mund-/Anus-Achse) hin zur Primärachse (Abb. 12 C, D).

Der Gleichsetzung des Ergebnisses dieser Entwicklung mit der Oligomeren-Organisation (Abb. 12 E-G) steht jedoch im Widerspruch zu den Gegebenheiten: Einerseits tritt nur bei einem Teil der Triploblastica ein Raphen-Blastoporus auf (Blastoporus als Längsschlitz für Mund und Anus; vgl. unten). Eine somatische Platte wird unter diesen Gruppen wiederum nur bei einem Teil der

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spiralia ausgebildet (nicht aber bei „Archicoelomata") und diese Gruppen differenzieren außerdem nur ein Paar Coelomräume aus (Sekundäre Leibeshöhle; Abb. 12 H). Zudem umfaßt z. B. bei Phoronida der Blastoporus nur die Mundöffnung selbst, wogegen der Anus wie bei Nemertini oder Mollusca eine spätere Neubildung darstellt (vgl. SALVINI-PLAWEN 1980a). Andererseits müßte bei einer derartigen phylogenetischen Entwicklung zu „Archicoelomata" (Abb. 12 A-E) der Tentakelkranz praeoral ausgeprägt sein (vgl. Abb. 12 B), etwa in der Lage des Prototrochs in Abb. 12 C, D, – nicht aber postoral (Abb. 12 E, F).

4.2 Lokomotion

Die Gastraea wird bei HAECKEL als eine sessile Organisation angenommen (vgl. Cnidaria-Polypen). Im Zuge der evolutiven Weiterentwicklung im Sinne der Gaestraea-Coelomtheorien sind dann sich ciliär fortbewegende, pelagisch-schwimmende oder benthisch-gleitende Organismen der Ursprung (vgl. Abb. 12 A links). Hierbei erfolgt Wimperbewegung als ciliäre Lokomotion in Abhängigkeit von physikalischen Parametern (spezifisches Gewicht, Reibung, etc.; d. h. besonders von der Körpergröße), nicht aber in Abhängigkeit von der inneren Organisation des Körpers. Mesothelial begrenzte Räume (Coelome) sind andererseits jedoch hydrostatische Organe, welche mit Hilfe von antagonistischer Muskulatur Bewegung durchführen oder ermöglichen, wie hydraulisches Versteifen (Tentakel, Rüssel) oder Eingraben (vgl. CLARK 1964).

Funktionell schließen sich somit ciliäre und coelomate Lokomotion gegenseitig aus; dies wird besonders bei coelomaten Organismen deutlich, welche sekundär eine Cilienlokomotion erworben haben und parallel dazu das (lokomotorische) Körpercoelom reduzieren (z. B. ein Großteil der *Archiannelida*; vgl. FRANSEN 1980).

Darüberhinaus wird für die „Archicoelomata" entsprechend der Organisation der basalen Oligomera ein (den Cnidaria homologer) Tentakelapparat angenommen (Abb. 12 B, nach SIEWING 1976). Dies widerspricht einer grabenden Lebensweise (Coelom-Entstehung) und kennzeichnet eine weitgehend stationäre (semi-sessile bis sessile) Organisation (vgl. Tentaculata, Pterobranchia). Insgesamt bleibt das Postulat der Enterocoeltheorie bezüglich des Überganges von ciliärer Lokomotion zu coelomater Organisation daher ohne diesbezügliche Erklärungen.

4.3 Funktion

An den Lokomotions-Widerspruch schließt die Frage an, welche Funktion die Gastraltaschen der Gastraea (Vergrößerung des Nahrungsraumes/der Verdauungsfläche) im Zusammenhang mit einer Abschnürung gehabt haben sollen, um Coelome (hydrostatische Räume) zu werden. Unabhängig davon, daß ein Einwegdarm (also mit Mund und Anus; vgl. Raphen-Blastoporus, unten) als Voraussetzung für die Funktion des Körpercoeloms notwendig erscheint (WILLMER 1990: 186-187), sind nur größere Organismen für eine (mehrteilige) Körpercoelom-Differenzierung vorstellbar (und nicht Gastraeae in Larvengröße). So ist für einen derartigen Übergang weder eine funktionelle Prae-Adaptation noch ein Selektionsvorteil erkennbar und nachvollziehbar. Diese wiederholt übergangene Problematik (z. B. REMANE 1963; SIEWING 1967) wird selbst von ULRICH (1972) hervorgehoben.

4.4 Blastoporus

Fast alle Varianten der Gastraea-Coelomtheorie „lösen" die Voraussetzung eines Einwegdarmes dadurch, daß sie im Übergang zu den Triploblastica einen medioventralen, schlitzförmigen Blastoporus postulieren, woraus sich am Vorderende die Mundöffnung und hinten der Anus differenziert habe (Abb. 12 A-D; vgl. SEDGWICK 1884: 82; REMANE 1950, 1963; JÄGERSTEN 1955; SIEWING 1976, 1981). Wie bei den Achsenverhältnissen schon angeführt, geben die vergleichend-ontogenetischen Verhältnisse jedoch ein anderes Bild (SALVINI-PLAWEN 1980a): Es zeigt, daß der Blastoporus bzw. Mundöffnung bei Cnidaria und gewissen *Turbellaria* (Diopisthoporidae, Urastomidae, Hypotrichinidae) adapikal = terminal verbleibt (axiale Protostomie); bei weiteren Plathelminthes und Gnathostomulida der Blastoporus durch Differenzierungswachstum allein als Mundöffnung nach ventral verlagert wird (ventrale Protostomie

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ohne Anus); bei Nemertini, basalen Mollusca und Phoronida bei gleichartigem Blastoporus eine davon unabhängige Anusbildung hinzukommt (ventrale Protostomie mit Anus); bei Gastrotricha, Nematoda, Echiurida, Polychaeta, Onychophora und Brachiopoda ein schlitzförmiger Blastoporus mit seitlichem Verschluß auftritt (Raphen-Protostomie); bei Tornaria-Larven (Enteropneusta) der Blastoporus zum Anus mit nach vorne reichender Verschußnaht differenziert wird (Raphen-Deuterostomie). Diese geschlossene Homologie-Reihe mit den Cnidaria als Beginn der Lesrichtung widerspricht deutlich den Vorstellungen der Enterocoel-Hypothese.

4.5 Heterochronie

Der in der Enterocoeltheorie einbezogenen, gleichzeitigen (isochronen) Abschnürung der Gastraltaschen zu Coelomen widersprechen die organogenetischen Tatsachen: Gerade bei den konservativen, oligomeren Phoronida (Abb. 12 F) entsteht zwar das Metacoel durch Mesoblast-Proliferation und Schizocoelie, wie auch das durch Epithelialisierung von Mesenchymzellen gebildete, teils nur transitorische Protocoel sehr früh (ZIMMER 1978; SALVINI-PLAWEN 1982); das ebenfalls durch Schizocoelie aus Myocyten angelegte Mesocoel wird jedoch deutlich heterochron erst knapp vor der Metamorphose zur Hydraulik des Tentakelapparates differenziert (ZIMMER 1978; BARTOLOMAEUS 1993).

4.6 Keimzellen, Reduktionen

Die stetig vorgetragene Meinung, daß die entodermalen Gonaden der Cnidaria-Gastraltaschen in die (Meta-)Coelome übernommen worden seien und damit als stützendes Argument für die Enterocoeltheorie sprechen, ist eindeutig falsch. Soweit genauer bekannt, kommen die Keimzellen bei coelomaten Triploblastica zunächst in der primären Leibeshöhle zu liegen und werden von außen an das Coelom angelagert (Abb. 12 F-H) bzw. retroperitoneal eingelagert; sie gehören bei Coelomata also primär nicht zum Ento- oder (Ento-) Mesoblastem.

Das Postulat, daß die Gastroneuralia (Spiralia & *Nemathelminthes*) eine Regressions- oder Reduktionsreihe (mit Ursprung in den Tentaculata) darstellen, wird durch die fortschreitende Höherdifferenzierung (Anagenese) im Nervensystem widerlegt (REISINGER 1972) sowie durch die vergleichende Anatomie und Ontogenie ebenfalls ganz gegenteilig deutlich (REISINGER 1972; ULRICH 1972).

5 Die Trochaea-Theorie

Einen ganz anderen phylogenetischen Weg schlägt die sog. Trochaea-Theorie vor (NIELSEN & NØRREVANG 1985; NIELSEN 1985, 1987, 1995). Auch sie geht auf die Gastraea-Theorie zurück (korrigiert, ohne Einbezug der Porifera), sieht den Übergang zu den Triploblastica aber in einer einheitlichen, planktotroph-pelagischen „Trochaea" mit Archaeotroch (= Telotroch) um den Blastoporus; aus ihr hätten sich sowohl die Gastroneuralia über Trochophora-ähnliche Larven differenziert, wie auch eine „Protornaea" mit den Ctenophoren einerseits und mit einer „Tornaea" andererseits als Basis aller Epineuralia (Tentaculata + Deuterostomia). In der Letztfassung (NIELSEN 1995: 330-332) dient allein die Gastraea als Grundform und Ursprung für die beiden larvalen Organisationen der dichotom (weiter-)differenzierten Triploblastica mit basal biphasischem Lebenszyklus, wobei die Adulti aus jenen Larvenformen hervorgingen. Abgesehen davon, daß ein basal biphasiger Lebenszyklus mit Planktotrophie den bekannten Verhältnissen widerspricht (vgl. HASZPRUNAR et al. 1995), sind die mit der Trochaea-Hypothese auftretenden Schwierigkeiten deutlich.

So muß ein Großteil der Gemeinsamkeiten innerhalb der Triploblastica (z. B. Lateralsymmetrie, Coelome, Mundöffnungen) als konvergent aufgefaßt werden (NIELSEN 1985: 291), und die Gruppierung der Ctenophora nahe den Epineuralia (anhand der polyciliären Bewimperung in NIELSEN 1987: 249, anhand der Mesoblastem-Entwicklung in NIELSEN 1995: 307-309) ist kaum stichhaltig. Auch hier wird wiederum der Blastoporus als primär schlitzförmig postuliert (vgl. oben), um Mundöffnung und Anus bei Gastroneuralia

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

abzuleiten (NIELSEN 1995: 13, 77). In diesem Zusammenhang erscheint jedoch die Widersprüchlichkeit in Bezug auf die Ableitung der Nervensysteme besonders gravierend: Für die Gastroneuralia wird ein mit dem Apikalorgan in Verbindung stehender Nervenring unter dem periblastoporalen Wimperring (Telotroch = „Archaeotroch") als Basis für die ventralen Nervenstränge postuliert. Abgesehen davon, daß der Telotroch nur bei gewissen Gruppen im Zusammenhang mit pelagialer Zeitspanne und Größe der Larven ausgebildet wird (Polyphylie), gehört die unterlagernde Nervenkonzentration einem peripheren, intraepithelialen Plexus an. Das adulte Nervensystem entsteht bei Gastroneuralia hingegen unabhängig davon aus der Apikalplatte (z. B. LACALLI 1984: 127-129) zunächst durch Bildung der Cerebralganglien und den daraus auswachsenden Körperlängssträngen („Orthogon"); bei Höherdifferenzierung erfolgt polyphyletisch ein abkürzendes lokales Einsenken der Orthogon-Anteile (Ganglien, etc.). Demgegenüber differenziert sich das adulte Nervensystem bei Epineuralia durch den metamorphosalen Verlust (Tentaculata) bzw. durch die Regression der Apikalplatte (*Hemichordata*, Echinodermata) direkt aus jenem intraepithelialen Nervenplexus der Larven (vgl. SALVINI-PLAWEN 1982, 1986, 1998).

Die übermäßige Betonung der Bewimperungsverhältnisse durch die Trochaea-Theorie erweist sich ebenfalls als nicht tragfähig. Die morphologische Ausprägung von Wimperkränzen (besonders des Metatrochs) beruht zum Teil auf Analogien und Konvergenzen (SALVINI-PLAWEN 1980b), wie ebenso NIELSEN in der Letztfassung (1995: 330-332) zum Teil einräumt. Auch das gleichartige Partikelsammelsystem („upstream-collecting") in Bivalvia und Epineuralia (mit Bryozoa; vgl. NIELSEN 1987) ist offensichtlich konvergent. Völlig ohne phylogenetischen Bezug ist schließlich auch die Ausprägung von monociliären Zellen mit Diplosom gegenüber polyciliären Zellen ohne akzessorischem Centriol (NIELSEN 1987: 209-210): Einerseits besitzen verschiedenste Arten polyciliäre Zellen mit Diplosom (z. B. Abb. 13 und NIELSEN 1995: 387); andererseits spiegeln diese Verhältnisse offenbar eine allgemeine, mit Funktion korrelierte Höherdifferenzierung wieder: monociliäre Zellen mit Diplosom sind ursprünglich (vgl. RIEGER 1976; für Photorezeptor-Zellen SALVINI-PLAWEN & MAYR 1977), woraus sich polyphyletisch polyciliäre Zellen und/oder Reduktion des akzessorischen Centriols ableiten. Obwohl wir die speziellen Korrelationen, welche eine monociliäre oder polyciliäre Ausprägung bestimmen, noch nicht kennen, fallen einig Besonderheiten auf: So kommt monociliäre Bewimperung z. B. ebenso bei Polychaeten vor (BARTOLOMA-

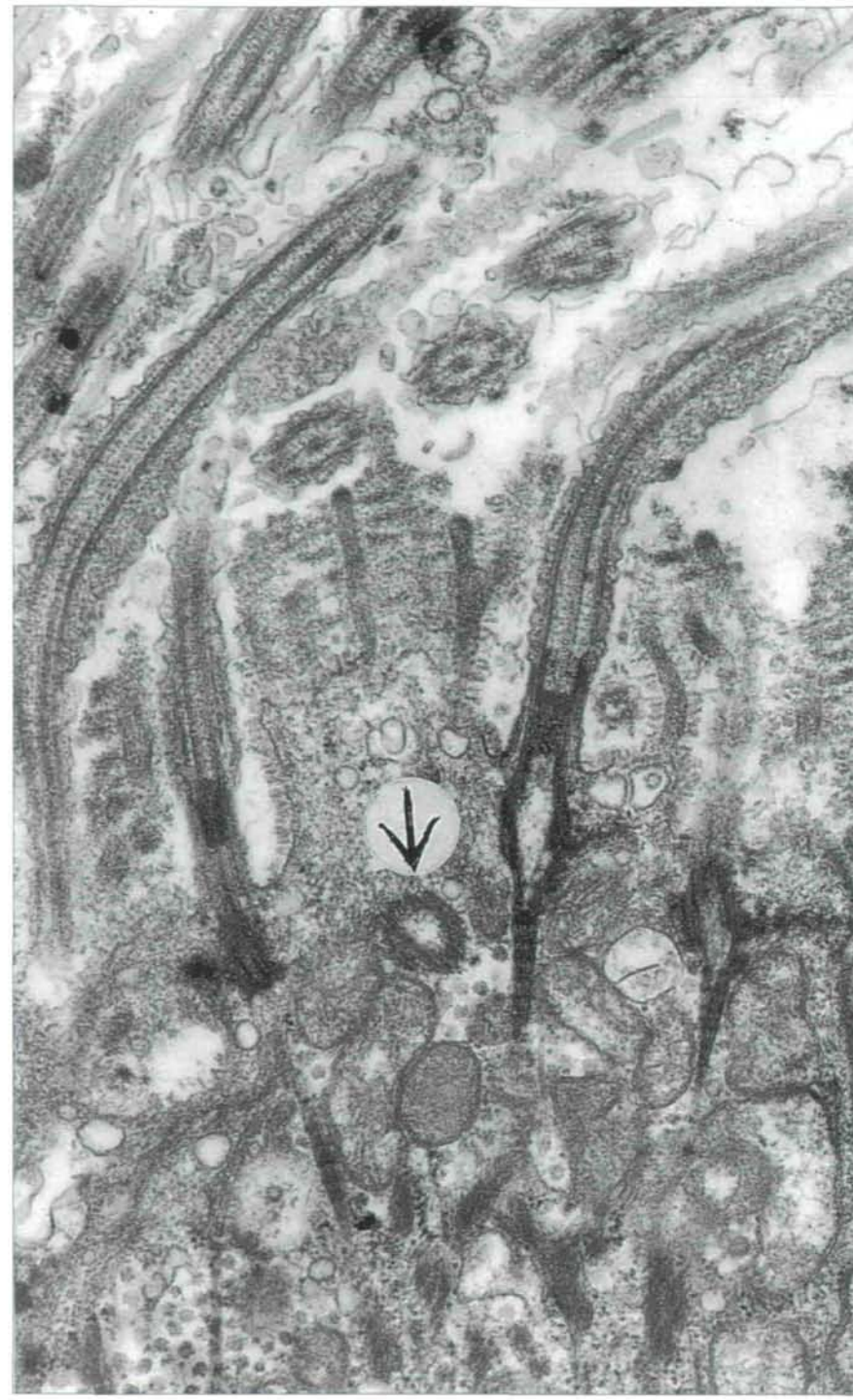


Abb. 13:
***Scutopus ventrolineatus* (Mollusca: Caudofoveata): Elektronenmikroskopischer Schnitt durch das polyciliäre Epithel der Mantelhöhle mit akzessorischem Centriol (Pfeil).**

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

EUS 1995); hierzu gehört auch die Larve und der Adultus von *Owenia*, welcher sich wie die Mehrheit der basalen, monociliären Epineuralia (Phoronida, Brachiopoda, Pterobranchia; vgl. NIELSEN 1987) mittels Tentakel ernährt, wogegen die zu *Owenia* nächstverwandte *Myriochele* ohne Tentakel polyciliär ist (pers. Mitt. ST. GARDINER, Bryn Mawr College, Penns./USA).

6 Diskussion

(1) Mit seiner „Generellen Morphologie" (1866) integrierte E. HAECKEL in der neu konzipierten Morphologie die Erkenntnisse aus vergleichender Anatomie und Entwicklung (Ontogenie) der Organismen zur Erarbeitung von Grundorganisationen (Typen, Baupläne), innerhalb welcher anhand von Homologien, Analogien und Konvergenzen entwicklungsgeschichtliche Bezüge hergestellt und hierarchisch gewertet werden können (Phylogenie, Stammbaumforschung). HAECKEL selbst blieb aber im Allgemeinen und in der Darlegung von (z. T. sehr persönlich aufgefaßten) generellen Zusammenhängen: Wir finden keine Bauplanlehre oder (Rekonstruktion von) Stammgruppen/Stammarten wie auch keine Vergleichende Ontogenie, und selbst die phylogenetische Darstellung der Tiere (1866, 2. Bd.) bietet nur Stammbäume für fünf typologisch getrennte Stämme. Dennoch: HAECKELS Morphologie ist, aufbauend auf DARWIN, das geforderte Loslösen von der rein feststellenden Typenlehre zum stammesgeschichtlichen Werden von Organisationseinheiten. Das große Verdienst HAECKELS liegt also ab 1866 weniger in den einzelnen wissenschaftlichen Untersuchungen (bezüglich „Gastraea-Theorie" vgl. unten), als in der wegweisenden Initialwirkung der „Generellen Morphologie" und dem enorm fruchtbar-stimulierenden, nachfolgenden Pro und Contra. Und wenn sich die aktuelle Morphologie als – nicht nur Strukturbezogene – Verwandtschaftsforschung versteht (der häufig verwendete Begriff „Vergleichende Morphologie" ist hierbei ein „schwarzer Rappe", ein Pleonasmus), so ist prinzipiell der gleiche Forschungsbereich anhand der vergleichenden Methode umspannt (vgl. SEIDEL 1971). Allein das Aufspüren der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse (Phylogenetik) anhand der Ermittlung von Spezial-Homologien (Synapomorphien) der anatomischen, ontogenetischen, genetischen (DNS-Sequenzen) und weiteren Verhältnisse hat das Verfahren verfeinert (vgl. REMANE 1955; ILLIES 1967), – ergänzt durch die verstärkte Einbindung funktionsbiologischer Analysen in Hinsicht auf die evolutive Ausprägung und Umgestaltung der Organisationen.

(2) Im Rahmen der durch das neue Morphologie-Verständnis hervorgehobenen Beurteilung der Entwicklungsgeschichte (Ontogenie und Phylogenie) baute HAECKEL dann über die Rekapitulation („Biogenetisches Grundgesetz") anhand der Kalkschwämme seine „Gastraea-Theorie" auf (1872-1877). Trotz zahlreicher Diskussionen wie der tiefgreifenden Einwände (Porifera-Entwicklung, Mesoblastem/Keimblätter) fand die Gastraea-Theorie eine weite Verbreitung. Selbst ohne Einbezug der Schwämme und bei Präzisierung der Mesoblastem-Differenzierung kann sie, eingeschränkt auf den besonderen Vorgang der Gastrulation, auch heute noch für gewisse Cnidaria & Ctenophora & Triploblastica deren einheitliche Organisation als Darmtiere („Gastrozoa") phylogenetisch untermauern. Allerdings ist zu bedenken, daß auf Grund der morphogenetisch eingeschränkten Möglichkeiten aus einem monoblastischen Zustand (Blastula) einen zweischichtigen Organismus aufzubauen die Bildungsweisen beschränkt sind (Immigration, Delamination, Invagination, Epibolie); selbst wenn die Differenzierung der Zweischichtigkeit (Diploblastie) mit der Gastrulation gleichgesetzt wird (z. B. FIORONI 1979) gilt dies ebenso für die Differenzierung eines Darmraumes. Es ist daher auch ein hoher Anteil an biomechanisch abkürzenden, unabhängigen Parallelausprägungen einer Invaginationsgastrula zu erwarten: „Der Phylogenetiker ... möchte die primären Keimblätter ontogenetisch und stammesgeschichtlich auf die Schichten der Gastrula zurückführen. Um dieser Forderung zu genügen, muß naturgemäß ... der Begriff der Gastrulation sehr weit gefaßt, ja nahezu aufgelöst werden" (SEIDEL 1971: 316; vgl. auch FIORONI 1979).

(3) Ein Großteil der nachfolgenden Inter-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

preten hat aber solche Einschränkungen offenbar nicht einbezogen. So werden die Besonderheiten bei den Schwämmen nicht zur Kenntnis genommen und es wird teils mit kapriolenhaften Erklärungen und/oder fragwürdigen Postulaten versucht (z. B. REMANE 1967: 595; KILIAN 1980: 265, 268), die Entwicklung der Schwämme weiterhin in das Gastraea-Schema zu pressen (vgl. SALVINI-PLAWEN & SPLECHTNA 1979). Eine derartige Interpretation, daß Befunde gemäß einer Theorie zurechtgebogen oder gar verfälscht werden (und nicht aber die Theorie den Befunden angepaßt wird bzw. ihnen unterzuordnen ist) kann verschiedentlich festgestellt werden (z. B. Reduktions-Postulate).

Eine weitere Quelle für Fehlinterpretationen liegt beim Übergang zu den Triploblastica in der irreführenden Bezeichnung für die neue (mittlere) Körperschicht als Mesoderm statt als Mesoblastem: jenes (mit Ausnahme bei echter Enterocoelie) zumeist noch undifferenzierte, vom Ektoderm und/oder Entoblastem in das Blastocoel abgegebene Bildungsmaterial, welches sich als dritte Keimschicht zu Mesenchym und/oder zu Myocyten und/oder zum tatsächlichen Mesoderm (Mesothel) differenziert. So kommt der Gastraea-Theorie besonders in Bezug auf die an sie anknüpfenden Hypothesen zum Übergang zu den Triploblastica eine (allerdings sehr widersprüchliche) Bedeutung zu.

(4) Die im Zusammenhang mit der Gastraea-Theorie ausgebaute Enterocoel-Theorie und daher auch als Gastraea-Coelomtheorie bezeichnete Hypothese zur Phylogenie der Histozoa enthält tiefgreifend-morphogenetische Widersprüche und funktionell unvereinbare Annahmen: Die vordergründig zwar beeindruckende Einheitstheorie kann aber im Detail nur mit Postulaten die nicht überbrückbaren Schwächen verdecken und die Hypothese um ihrer selbst willen aufrechterhalten. Das Postulat, daß die Gastroneuralia rückgebildete „Archicoelomata" seien, kann in der Auffassung von RIEGER (1986: 31, 1994; vgl. auch WESTHEIDE 1987) jedoch vermieden werden, wenn die pseudocoelomaten und acoelomaten Gastroneuralia durch Progenesis (Neotenie) entstanden sind. Diese Progenesis-Hypothese stützt sich aber bezüglich der Basis der Triploblastica ebenfalls auf eine coelomate Organisation und teilt damit, mangels genauer dargelegter Vorstellungen, die sonstige Problematik der Gastraea-Coelomtheorie.

(5) Demgegenüber baut die „Trochaea-Theorie" zwar ebenfalls auf der Gastraea auf, läßt ihr jedoch primär planktotrophe Organismen folgen, welche sich diphyletisch weiterentwickelt hätten. Einerseits stößt hier aber die postulierte, ursprüngliche Planktotrophie auf umfangreiche Schwierigkeiten (HASZPRUNAR et al. 1995) und es ergeben sich u. a. hinsichtlich der Ableitung des Nervensystems (bes. der Gastroneuralia) gravierende Widersprüche zu den organogenetischen Tatsachen. Andererseits untergräbt die noch nicht korrelativ-einsichtige Ausbildung der Bewimperung selbst (vgl. Oweniidae, das polyciliäre Oralfeld in Tornaria-Larven gegenüber dem monociliären Oralfeld bei Echinodermen-Larven, die allgemein polyciliäre Bewimperung bei Tunicata und Craniata gegenüber den Acrania; NIELSEN 1987) die eigentliche Basis der Trochaea-Theorie.

(6) Gegenüber der zwar nur mit Einschränkungen tragfähigen Biogenetischen Regel (vgl. OSCHE 1982) erweist sich HAECKELS Gastraea-Theorie von nur bedingter Gültigkeit. Als Entwicklungsstadium, welches zwei aufeinanderfolgende Vorgänge (Diploblastie und Gastrulation) als biomechanisch vorteilhaft in sich vereint, ist die Invaginations-Gastrula innerhalb der Histozoa (= „Gastrozoa") mehrheitlich, aber polyphyletisch verwirklicht. Schon daraus kann ihr phylogenetisch nur eine bedingt-rekapitulative Gültigkeit zugemessen werden (vgl. SEIDEL 1971; WILLMER 1990: 110-115). Die Bedeutung der Gastraea-Theorie in der Morphologie (Verwandtschaftsforschung) hängt daher vom Erklärungswert der auf ihr aufbauenden Hypothesen zur Phylogenie der Histozoa/Gastrozoa ab. Unabhängig davon, daß jede Theorie zur Stammesgeschichte eine Rekonstruktion anhand von Befunden darstellt („Indizien-Prozess"), sollte sie doch vorhandene Gegebenheiten zu einem größeren Rahmen verbinden und nicht offensichtliche Widersprüche hervorrufen und/oder durch Postulate mißachten. In dieser Hinsicht können die beiden an die Gastraea-Theorie anknüpfenden Hypothesen (Enterocoel-Theorie, Trochaea-Theorie) nicht bestehen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und sind morphologisch nicht tragfähig (vgl. WILLMER 1990: 28-33, 165-168, 186-187).

(7) Nach Absage an die auf die Gastraea-Theorie aufbauenden phylogenetischen Hypothesen für die Histozoa ergibt sich die Frage nach im Erklärungswert tragfähigeren Alternativen. Von den verschiedenen Vorstellungen (vgl. CLARK 1964; SALVINI-PLAWEN 1978; WILLMER 1990) besitzen die Acoel-Theorien (Ursprung der Bilateria über *Turbellaria*-Acoela direkt von Einzellern durch Zellularisierung) und die Nephrocoel-Theorie (Coelom-Entstehung als erweiterte Sammelräume für Exkretprodukte) in jüngerer Zeit nur noch historische Bedeutung. Als bestehende Hypothesen haben hingegen einerseits die Gonocoel-Theorie und andererseits die Planuloid-Theorie weitere Verbreitung, welche beide die acoelomaten-mesenchymaten Bilateria als die ursprünglichen Triploblastica ansehen. Die Gonocoel-Theorie (vgl. GOODRICH 1945) trifft jedoch keine bestimmten Aussagen zum Übergang von den *Coelenterata* und neben verschiedenen Schwierigkeiten enthält sie durch die meist retroperitoneale Lage der Keimzellen wie durch die als ursprünglich angenommene Serialität/Metamerie der Basisorganisation schwerwiegende Widersprüche (vgl. HARTMAN 1963: 69-70; CLARK 1964: 7; WILLMER 1990: 29-30).

(8) Als Alternative besonders zur Gastraea-Coelomtheorie werden mit der Planuloid-Hypothese die Triploblastica über diploblastische Organismen abgeleitet (Planula, Parenchymella; vgl. METSCHNIKOFF 1886; REISINGER 1970; IVANOV 1971; SALVINI-PLAWEN 1978), welche sich erst später zu Oroplanulae oder Sacculae mit Darmlumen und Mundöffnung differenzierten (vgl. Abb. 3 und TARDENT 1978). Die Invaginations-Gastrula wird als polyphyletisch-sekundär erachtet und die Triploblastica werden durch Anagese von bereits lateralsymmetrischen (vgl. Cnidaria), benthischen Planuloiden abgeleitet, welche durch eine gerichtete Lokomotion das (Ekto- und Ento-)Mesoblastem verstärkt differenziert haben (SALVINI-PLAWEN 1978, 1980a). Danach wird für die ursprünglichsten Triploblastica eine monociliäre Organisation mit einfacher Muskulatur und Mesenchym (aus Ecto- & Ento-Mesoblastem), mit terminalem Blastoporus = Mundöffnung, mit sensorischer Apikalplatte samt neu differenziertem gastroneuralen Nervensystem und mit frei im Mesenchym liegenden Keimzellen angesehen (vgl. *Turbellaria*/Gnathostomulida); von ihnen erfolgte die Radiation zu den Spiralia und Pseudocoelomata (*Nemathelminthes*). Die Coelom-Problematik wird dadurch umgangen, daß prinzipiell eine funktionell-bedingte, polyphyletische Differenzierung von Mesoderm-begrenzten Räumen (Mesothelocoelia) angenommen wird (vgl. CLARK 1964; SALVINI-PLAWEN 1980a; SALVINI-PLAWEN & BARTOLOMAEUS 1995); das als hydrostatisches Graborgan entstandene Körpercoelom (Sekundäre Leibeshöhle) wird nur mit dem Metacoel der Epineuralia homologisiert (REMANE 1967; SALVINI-PLAWEN 1982): Die einerseits mit protostomer, andererseits mit oligomer-epineuraler Organisation versehenen Tentaculata (vgl. Phoronida) werden nicht als ursprüngliche (und dichotom verteilte) „Archicoelomata" angesehen, sondern als Gruppen des Übergangfeldes von Gastroneuralia zu Epineuralia beurteilt (SALVINI-PLAWEN 1982, 1986): Die Coelom-Heterochronie legt nahe, daß nicht nur das Metacoel eine überkommene Sekundäre Leibeshöhle darstellt (Furchungszelle 4d), sondern auch das larval funktionslose und in der Metamorphose stark reduzierte Protocoel ebenfalls von der Vorläuferorganisation rekapituliert sein dürfte (als Graborgan entstanden und homolog dem Tentakelcoelom der Sipunculida? Derivat der Zelle 4a?). Demgegenüber erscheint das Mesocoel als erst zur Hydraulik des paedomorphen Tentakelapparates im größeren Adultus neu differenziert (Zellen 4b & 4c nach REMANE 1967: 608). Der Verlust bzw. Abbau der Scheitelplatte (Anlagezentrum für das gastroneurale Nervensystem) und der Ausbau des larvalen, intraepithelialen Nervensystems der Epineuralia (Paedomorphie, vgl. vorne) unterstützt die intermediäre Brückenstellung der Tentaculata. Der Unterschied in der Bewimperung (vgl. WILLMER 1990: 343-344) erweist sich als nicht so tiefgreifend (d. h. ist entschärft, vgl. oben) und erscheint hierbei eher mit der Lebensweise und/oder Funktion korreliert denn als phylogenetisch relevant. Das Tentakulaten-Organisationsniveau bildete letztlich

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dann die Basis für die Radiation der sog. Deuterostomia (SALVINI-PLAWEN 1989, 1998).

In diesem Konzept, welches grob-linear eine anagenetische Differenzierung von bilateralen Planuloiden zu Mesenchymata und Pseudocoelomata, zu Spiralia mit Körpercoelom, zu Tentaculata (mit Übergang von Schizocoelie zu Enterocoelie), zu Deuterostomia vertritt, stellt HAECKELS Gastraea allerdings nur ein mehrfach differenziertes Stadium der biomechanisch vorteilhaften Vereinigung zweier Vorgänge (Erreichen der Diploblastie und Gastrulation) dar.

7 Zusammenfassung

Im Rahmen der „Generellen Morphologie" (1866) mit dem Einbezug von Ontogenie und Phylogenie setzt E. HAECKEL anhand seiner Untersuchungen über die Kalkschwämme (1872) die Rekapitulations-Auffassung („Biogenetisches Grundgesetz") in die „Gastraea-Theorie" (1872-1877) um. Danach durchlaufen alle Metazoa das Stadium der Invaginations-Gastrula, welches somit als „Gastraea" die Organisation des gemeinsamen Vorfahren repräsentieren soll. Nach kritischer morphologischer Analyse erweist sich, daß die Schwämme zwar diploblastisch sind, aber weder eine (homologisierbare) Gastrulation zeigen noch einen Darm besitzen. Die Gastraea-Theorie kann daher nur für die Histozoa gelten (nur diese sind Darmtiere/„Gastrozoa"). Die auf der Gastraea-Theorie aufbauenden Hypothesen zum Ursprung und zur Phylogenie der Triploblastica, die „Enterocoel-Theorie" (= „Gastraea-Coelomtheorie") und die „Trochaea-Theorie", erweisen sich aber als morphologisch nicht tragfähig: ihre Ableitungen sind organogenetisch widersprüchlich und funktionell nicht nachvollziehbar. Die kurz vorgestellten Alternativ-Konzepte, darunter besonders die Planuloid-Hypothese, leiten die Triploblastica über eine acoelomat-mesenchymate Organisation ab. Die Invaginations-Gastrula wird hierin auf ihr ontogenetisches Stadium eingeschränkt, welches eine mehrfach erfolgte, abkürzende und somit biomechanisch vorteilhafte Gleichzeitigkeit zweier Vorgänge (Erreichen der Diploblastie und Gastrulation) widerspiegelt. Insgesamt kommt der Gastraea-Theorie daher, außer in spekulativ-postulierenden Interpretationen, nur eine untergeordnete Bedeutung zu. Das Verdienst von E. HAECKEL beruht seit 1866 somit nicht eigentlich in den wissenschaftlichen Aussagen, sondern in der an DARWIN anknüpfenden Gesamtsicht von „Morphologie" (strukturelle Biologie und Entwicklungsgeschichte) als neuem Wegweiser für die Verwandtschaftsforschung.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

8
Literatur

AKESSON B. (1963): The comparative morphology and embryology of the head of scale worms (Aphroditidae, Polychaeta). — Arkiv Zool. **16** (7): 125-163.

ANDERSON D.T. (1973): Embryology and phylogeny in annelids and arthropods. — Pergamon Press, Oxford.

AX P. (1961): Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien. — Ergebnisse Biologie **24**: 1-68.

BARTOLOMAEUS Th. (1993): Die Leibeshöhlenverhältnisse und Nephridialorgane der Bilateria - Ultrastruktur, Entwicklung und Evolution. — Habililationsschrift Fachber. Biologie Univ. Göttingen.

BARTOLOMAEUS Th. (1994): On the ultrastructure of the coelomic lining in the Annelida, Sipuncula and Echiura. — Microfauna Marina **9**: 171-220.

BARTOLOMAEUS Th. (1995): Secondary monociliarity in the Annelida: monociliated epidermal cells in larvae of *Megalona mirabilis* (Megalonida). — Microfauna Marina **10**: 327-332.

BENITO J. & F. PARDOS (1997): Hemichordata. — Microscopic Anatomy of Invertebrates **15**: 15-101.

BERGQUIST P. & C. GREEN C. (1977): An ultrastructural study of settlement and metamorphosis in sponge larvae. — Cah. Biol. marine **18**: 289-302.

BOROJEVIC R. & CI. LEVI (1965): Morphogénèse expérimentale d'une éponge à partir de cellules de la larve nageante dissociée. — Zeitschr. Zellforsch. **68**: 57-69.

BRIEN P. (1972): Les feuillets embryonnaires des éponges. — Acad. Roy. Belg., Bull. Classe Sci., sér. 5, **58**: 715-732.

BRIEN P. (1973): Les Démosponges, morphologie et reproduction. — In: GRASSÉ P. (Ed.): Traité de Zoologie III (Fasc. I) 133-461.

CAPELLE W. (1968): Die Vorsokratiker. — Kröners Taschenausgabe (Stuttgart) 119.

CLARK R.B. (1964): Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. — Clarendon Press, Oxford.

CLAUS C. & K. GROBBEN (1905): Lehrbuch der Zoologie, 1. Aufl. (3. Aufl. 1917/1923). — Elwert'sche Verlagsbuchhandlung, Marburg.

DELAGE Y. (1892): Embryogénie des éponges: développement post-larvaire. — Arch. Zool. exp. gén., sér. 2, **10**: 345-489.

DOHLE W. (1979): Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei Articulaten. — Fortschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. (Beih. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.) **1**: 120-140.

DUBOSCQ O. & O. TUZET E(1937): L'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des éponges calcaires. — Arch. Zool. exp. gén. **79**: 157-316.

FELL P.E. (1974): Porifera. — In: GIESE A. & J. PEARSE (Eds.): Reproduction of marine Invertebrates **1**: 51-132, Academic Press, New York.

FIORINI P. (1979): Abänderungen des Gastrulationsverlaufs und ihre phylogenetische Bedeutung. — Fortschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. (Beih. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.) **1**: 101-119.

FRANSEN M.E. (1980): Ultrastructure of coelomic organization in annelids I., archiannelids and other small polychaetes. — Zoomorphology **95**: 235-249.

GEGENBAUR C. (1870): Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Auflage. — Leipzig.

GOODRICH E.S. (1945): The study of nephridia and genital ducts since 1895. — Quart. Journ. micr. Sci. **86**: 113-392.

GOETHE J.W.v. (1830/1962): Principes de Philosophie zoologique. Discutés en Mars 1830 au sein de l'Académie royale des Sciences par Mr. Geoffroy de SAINT-HILAIRE. — Schriften zur vergleichenden Anatomie, zur Zoologie und Physiognomik. J.W. GOETHE dtv-Gesamtausgabe 37: 150-178.

GUTMANN W.F. (1966): Funktionsmorphologische Beiträge zur „Gastraea-Coelomtheorie". — Senck. biol. **47**: 225-250.

HAECKEL E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. 1. Bd.: Allgemeine Anatomie der Organismen; 2. Bd.: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. — G. Reimer, Berlin.

HAECKEL E. (1872): Die Kalkschwämme. Biologie der Kalkschwämme, 1. Bd. — G. Reimer, Berlin.

HAECKEL E. (1874): Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. — Jenaische Zeitschr. Naturwiss. **8** (N.F. 1): 1-55.

HAECKEL E. (1875): Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (1. Fortsetzung der „Gastraea-Theorie"). — Jenaische Zeitschr. Naturwiss. **9** (N.F. 2): 402-508.

HAECKEL E. (1877a): Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart (2. Fortsetzung der „Gastraea-Theorie"). — Jenaische Zeitschr. Naturwiss. **11** (N.F. 4): 1-54.

HAECKEL E. (1877b): Nachträge zur Gastraea-Theorie (Schluss der „Gastraea-Theorie"). — Jenaische Zeitschr. Naturwiss. **11** (N.F. 4): 55-98.

HAECKEL E. (1896): Systematische Phylogenie. Zweiter Theil: Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere (Invertebrata). — G. Reimer, Berlin.

HARTMAN W. (1963): A critique of the enterocele theory. — In: DOUGHERTY E. (Ed.): The lower Metazoa: 55-77, Univ. Calif. Press, Berkeley.

HASPRUNAR G., SALVINI-PLAWEN L.v. & R.M. RIEGER (1995): Larval planktotrophy a primitive trait in the Bilateria? — Acta Zoologica (Stockholm) **76**: 141-154.

HEIDER K. (1914): Phylogenie der Wirbellosen. — In: HINNEBERG P. (Hrsg.): Die Kultur der Gegenwart Teil III, Abt. 4, Bd. **4**: 453-529, Teubner, Berlin.

HEINZELLER Th. & WELSCH U. (1994): Crinoidea. — Microscopic anatomy of Invertebrates **14** (Echinodermata): 9-148.

HEMLEBEN J. (1964): Ernst HAECKEL in Selbstzeugnissen und Bilddokumenten. — Rowohlts Monographien 99.

HERTWIG O. & R. HERTWIG (1882): Die Coelomtheorie.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. — Jenaische Zeitschr. Naturwiss. **15** (N. F. 8): 1-150.

ILLIES J. (1967): Zur modernen Systematik. — Zoologische Beiträge N.F. **13**: 521-528.

IVANOV A.V. (1971): Embryogenesis of sponges (Porifera) and their position in the system of Animal Kingdom (in russ.). — Zh. gen. Biol. **32** (5): 557-572.

IWANOFF P.P. (1928): Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. — Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere **10**: 62-161.

JÄGERSTEN G. (1955): On the early phylogeny of the Metazoa. — Zool. Bidr. Uppsala **25**: 551-570.

JÄGERSTEN G. (1959): Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa. — Zool. Bidr. Uppsala **33**: 79-108.

JAHN I. (1990): Grundzüge der Biologiegeschichte. — Uni-Taschenbücher, G.Fischer, 1534.

JAHN I., LÖTHER R. & K. SENGLAUB (1982): Geschichte der Biologie. — VEB G. Fischer Verl., Jena.

KAESTNER A. (1965): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, 2. Auflage. Bd. I: Wirbellose, 1.Teil. — VEB G. Fischer, Jena.

KILLIAN E.F. (1980): 3. Stamm Porifera, Schwämme. — In: KAESTNER A. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, 4. Auflage, Bd. **I**, 1.Teil: 251-288, G. Fischer, Stuttgart.

KOWALEVSKY A. (1867): Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. — Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, sér. VII, **11** (4): 1-17.

KOWALEVSKY A. (1871): Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. — Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, sér. VII, **16** (12): 1-70.

LACALLI T.C. (1984): Structure and organization of the nervous system in the trochophore larve of *Spirobranchus*. — Phil. Transact. Roy. Soc. London *306 B*: 79-135.

LANKESTER E. Ray (1873): On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origin of vascular and lymph systems. — Ann. Mag. Nat. Hist. ser. **4**, 11: 321-338.

LANKESTER E. Ray (1877): Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers — Quart. Journ. micr. Sci. **17**: 399-454.

LANKESTER E. RAY (1900): The Enterocoela and the Coelomocoela. — In: LANKESTER E. Ray (Ed.): A treatise on Zoology 2: 1-37, Black, London.

LEMCHE H. & O.S. TENDAL (1977): An interpretation of the sex cells and the early development in sponges, with a note on the terms acrocoel and spongocoel. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. **15**: 241-252.

LEVI Cl. (1963): Gastrulation and larval phylogeny in sponges. — In: DOUGHERTY E. (Ed.): The lower Metazoa: 375-382, Univ. Calif. Press, Berkeley.

MAAS O. (1898): Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von *Oscarella* (*Halisarca*). — Zeitschr. wiss. Zool. **63**: 665-679.

MARCUS E. (1958): On the evolution of the animal phyla. — Quart. Rev. Biol. **33**: 24-58.

MASTERMAN A.T. (1897): On the Diplochorda. 1. The structure of Actinotrocha. 2. The structure of *Cephalodiscus*. — Quart. Journ. micr. Sci. **40**: 281-366.

MASTERMAN A.T. (1898): On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh **22**: 270-310.

MAYR E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. — Springer-Verlag, Berlin.

MEEWIS H. (1938): Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Myxospongidae: *Halisarca lobularis* (SCHMIDT). — Archs de Biologie **50** (1): 3-66.

METSCHNIKOFF E. (1874): Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. — Zeitschr. wiss. Zoologie **24**: 1-14.

METSCHNIKOFF E. (1879): Spongiologische Studien. — Zeitschr. wiss. Zool. **32**: 349-387.

METSCHNIKOFF E. (1886): Embryologische Studien an Medusen. — A. Hölder, Wien.

MISEVIC G.N., SCHLUP V. & M.M. BURGER (1990): Larval metamorphosis of *Microciona prolifera*: Evidence against the reversal of layers. — In: RÜTZLER K. (Ed.): New perspectives in sponge biology: 182-187, Smithsonian Inst. Press, Washington D. C.

MÜHLENSTEIN H. (1957): Die verhüllten Götter. — Verlag K. Desch, Wien.

NAEF A. (1931): Phylogenie der Tiere. — In: BAUR E. & M. HARTMANN (Hrsg.): Handbuch der Vererbungswissenschaft, Lief. 13, Borntraeger, Berlin.

NIELSEN C. (1985): Animal phylogeny in the light of the trochaea theory. — Biol. Journ. Linn. Soc. **25**: 243-299.

NIELSEN C. (1987): Structure and function of metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance. — Acta Zoologica (Stockholm) **68**: 205-262.

NIELSEN C. (1995): Animal evolution - Interrelationships of the living phyla. Oxford Univ. Press, Oxford.

NIELSEN C. & A. NØRREVANG A. (1985): The trochaea theory - an example of life cycle phylogeny. — In: CONWAY MORRIS S., GEORGE J.D., GIBSON R. & H.M. PLATT (Eds): The origin and relationships of lower invertebrates: 28-42, Oxford Univ. Press, Oxford.

OSCHE G. (1982): Rekapitulationsentwicklung und ihre Bedeutung für die Phylogenetik. - Wann gilt die „Biogenetische Grundregel"? — Verhandl. naturwiss. Verein Hamburg (NF) **25**: 5-31.

REISINGER E. (1970): Zur Problematik der Evolution der Coelomaten. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-Forsch. **8**: 81-109.

REISINGER E. (1972): Die Evolution des Orthogons der Spiralier und das Archicoelomatenproblem. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. **10**: 1-43.

REMANE A. (1950): Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. Mainz 1949, Zool. Anz. Suppl. **14**: 16-23.

REMANE A. (1955): Morphologie als Homologienfor-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schung. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1954, Zool. Anz. Suppl. **18**: 159-183.

REMANE A. (1963): The enterocelic origin of the celom. — In: DOUGHERTY E. (Ed.): The lower Metazoa: 78-90, Univ. Calif. Press, Berkeley.

REMANE A. (1967): Die Geschichte der Tiere. — In: HEBERER G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen: 589-677, G. Fischer, Stuttgart.

REMANE A., STORCH V. & U. WELSCH (1971): Kurzes Lehrbuch der Zoologie, 1. Aufl. — G. Fischer, Stuttgart.

REMANE A., STORCH V. & U. WELSCH (1975): Systematische Zoologie, 1. Aufl. (3. Auflage 1986) — G. Fischer, Stuttgart.

RENSCH B. (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre, 3. Aufl. — F. Enke Verl., Stuttgart.

RIEGER R.M. (1976): Monociliated epidermal cells in Gastrotricha: significance for concepts of early metazoan evolution. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. **14**: 198-226.

RIEGER R.M. (1986): Über den Ursprung der Bilateria: die Bedeutung der Ultrastrukturforschung für ein neues Verstehen der Metazoenevolution. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. **79**: 31-50.

RIEGER R.M. (1994): The biphasic life cycle – a central theme of metazoan evolution. — American Zoologist **34**: 484-491.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1978): On the origin and evolution of the lower Metazoa. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. **16**: 40-88.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1980a): Phylogenetischer Status und Bedeutung der mesenchymaten Bilateria. — Zool. Jahrb. Anat. **103**: 354-373.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1980b): Was ist eine Trochophora? Eine Analyse der Larventypen mariner Protostomier. — Zool. Jahrb. Anat. **103**: 389-423.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1982): A paedomorphic origin of the oligomerous animals? — Zoologica Scripta **11**: 77-81.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1986): Neuere Aspekte zur Stammesgeschichte der Tiere. — Wiss. Nachrichten (BM Unterricht & Kunst, Wien) Nr. **71**: 10-16.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1989): Mesoderm heterochrony and metamery in Chordata. — Fortschritte Zoologie **35**: 213-219.

SALVINI-PLAWEN L.v. (1998): The urochordate larva and archichordate organization: chordate origin and anagenesis revisited. — J. zool. syst. evol. research. **36** (im Druck).

SALVINI-PLAWEN L.v. & Th. BARTOLOMAEUS (1995): Mollusca: Mesenchymata with a „coelom". — Selected Symposia and Monographs U. Z. I. 8 (Body cavities: function and phylogeny): 75-92.

SALVINI-PLAWEN L.v. & E. MAYR (1977): On the evolution of photoreceptors and eyes. — Evolutionary Biology **10**: 207-263.

SALVINI-PLAWEN L.v. & H. SPLECHTNA (1979): Zur Homologie der Keimblätter. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. **17**: 10-30.

SEDGWICK A. (1884): On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. — Quart. Journ. micr. Sci. **24**: 43-82.

SEIDEL F. (1971): Grundsätze zum Begriffssystem der Entwicklungslehre. — Zool. Anz. **186**: 307-328.

SEWERTZOFF A.N. (1931): Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. — G. Fischer, Jena.

SHINN G. (1997): Chaetognatha. — Microscopic anatomy of Invertebrates **15**: 103-220.

SIEWING R. (1967): Diskussionsbeitrag zur Phylogenie der Coelomaten. — Zool. Anz. **179**: 132-176.

SIEWING R. (1976): Probleme und neuere Erkenntnisse in der Großsystematik der Wirbellosen. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1976: 59-83.

SIEWING R. (1980): Das Archicoelomatenkonzept. — Zool. Jahrb. Anat. **103**: 439-482.

SIEWING R. (1981): Problems and results of research on the phylogenetic origin of Coelomata. — Atti Convegni Lincei **49**: 123-160.

SIEWING R. (1985): Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2 (Systematik). — G. Fischer, Stuttgart.

STORCH V. & U. WELSCH (1991): Systematische Zoologie, 1. Aufl. (2. Aufl. 1997). — G. Fischer, Stuttgart.

TARDENT P. (1978): Coelenterata, Cnidaria. — In: SEIDEL F. (Hrsg.): Morphogenese der Tiere, I. Reihe, Lief. 1 (A-I): 69-415.

TUZET O. (1973a): Introduction et place des Spongiaires dans la classification. — In: GRASSÉ P. (Ed.): Traité de Zoologie III (Fasc. I): 1-26.

TUZET O. (1973b): Eponges calcaires. — In: GRASSÉ P. (Ed.): Traité de Zoologie, III (Fasc. I): 27-132.

ULRICH W. (1967): Ernst HAECKEL: „Generelle Morphologie", 1866 (1. Teil). — Zool. Beiträge N. F. **13**: 165-212.

ULRICH W. (1968): Ernst HAECKEL: „Generelle Morphologie", 1866 (Fortsetzung und Schluß). — Zool. Beiträge N. F. **14**: 213-311.

ULRICH W. (1972): Die Geschichte des Archicoelomatenbegriffs und die Archicoelomatennatur der Pogonophoren. — Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. **10**: 301-320.

WEBER H. (1955): Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1954, Zool. Anz. Suppl. **18**: 137-159.

WESTHEIDE W. (1987): Progenesis as a principle in meiofauna evolution. — Journ. Nat. Hist. **21**: 843-854.

WILLMER P. (1990): Invertebrate relationships. Patterns in animal evolution. — Cambridge Univ. Press, Cambridge.

ZIMMER R. (1978): The comparative structure of the preoral hood coelom in Phoronida and the fate of this cavity during and after metamorphosis. — In: CHIA F.-Sh & M. RICE (Eds.): Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae: 23-40, Elsevier/North Holland, Biomed Press, New York.

Anschrift des Verfassers:
Univ.-Prof. Dr.
Luitfried SALVINI-PLAWEN
Institut für Zoologie
Universität Wien
Althanstr. 14
A-1090 Wien
Austria